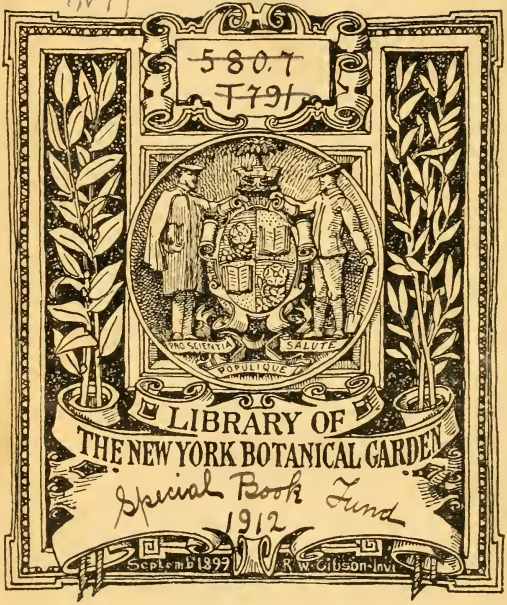
XU
.N77
Bd. 1
580.7
T791



UNTERSUCHUNGEN

AUS DEM

BOTANISCHEN INSTITUT ZU TÜBINGEN

HERAUSGEGEBEN

VON

Dr. W. PFEFFER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT IN TÜBINGEN.

ERSTER BAND.

MIT 3 LITHOGRAPHIRTEN TAFELN UND 34 HOLZSCHNITTEN.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1881—1885.

XU
.N77
Bd.1

Inhaltsverzeichniss des ersten Bandes.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

Heft I. (1881.)

Seite

I. *W. Wilson*, The Cause of the Excretion of Water on the Surface of Nectaries. 1

II. *C. Hilburg*. Über Turgescenz-Änderungen in den Zellen der Bewegungsgelenke 23

III. *Fr. Schwarz*. Der Einfluss der Schwerkraft auf das Längenwachsthum der Pflanzen. (Mit 1 Holzschnitt) 53

IV. *Fr. Schwarz*, Zur Kritik der Methode des Gasblasenzählens an submersen Wasserpflanzen. 97

V. *Eriksson*. Über Wärmebildung durch intramoleculare Athmung der Pflanzen. (Mit 2 Holzschnitten) 105

Heft II. (1883.)

VI. *Fr. Schwarz*, Die Wurzelhaare der Pflanzen. (Mit Tafel I und 3 Holzschnitten) 135

VII. *A. Wieler*, Die Beeinflussung des Wachsens durch verminderte Partiärpressung des Sauerstoffs. (Mit 1 Holzschnitt) 189

VIII. *Georg Klebs*, Über die Organisation einiger Flagellaten-Gruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. (Mit Tafel II und III 233

Heft III. (1884.)

IX. *W. Pfeffer*, Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. 363

Heft IV. (1885.)

X. *W. Pfeffer*, Zur Kenntniss der Kontaktreize. (Mit 1 Holzschnitt) 483

XI. *Georg Klebs*, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. (Mit 24 Holzschnitten) 536

XII. *W. Pfeffer*, Über intramolekulare Athmung. (Mit 1 Holzschnitt) 636

XIII. *W. Johannsen*. Über den Einfluss hoher Sauerstoffspannung auf die Kohlensäureausscheidung einiger Keimpflanzen. (Mit 1 Holzschnitt) 686

I.

The Cause of the Excretion of Water on the Surface of Nectaries.

By

Dr. W. P. Wilson.

From

Cambridge, Massachusetts, U. S. A.

The excretion of water on the surface of plants, containing more or less solid substance in solution, is a very common phenomenon. It may be taken for granted that every one at all familiar with vegetation has observed some of these numerous cases.

Most plants when wounded in the spring present a flowing of water from the surface of the wounded part. The grape-vine bleeds for days when pruned too late in the spring. Places are often observed on the roots or trunks of trees where the water continues flowing for many days together on account of some slight wound. Large drops of a clear fluid are often found on the tips or edges of the leaves of grass early in the morning, or in the evening, when the air is nearly or quite saturated with moisture. This is generally not dew, but water which has been forced by internal pressure to the surface of the leaves. There are very many of our common plants which when observed in a moist or saturated atmosphere, during their natural period of growth, will be found to present the same phenomenon.

This excretion of water on the teeth or tips of leaves takes place oftenest through much changed stomata, called water-pores [1]; or rarely by means of the ordinary ones [2].

Tropaeolum, Colocasia, Aconitum, Fuschia globosa, Musa, Brassica, the Grasses, Tigridia pavonia, Pilularia globulifera,

---

1) De Bary, Vergleichende Anatomie 1877. p. 54.

2) Moll, Untersuchung über Tropfenausscheidung und Injection bei Blättern. Overgedruckt uit de Verslagen en Mededeelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen, Afdeeling Natuurkunde 2. Keeks, Deel XV. 1880.

Iris Pseudacorus, Salix and Vitis vinifera [1]) are a few of the many illustrations which might be given of plants exhibiting this phenomenon.

Also some of the Fungi, such as Pilobolus crystallinus and Mucor mucedo give fine examples of the excretion of small drops on the surface of plants. Other instances of the excretion of water are presented in the pitchers of Sarracenia and Nepenthes, on the leaves of Pinguicula, Drosera and Dionaea. Still further is to be mentioned the excretion of water on the so called nectaries, which are of so universal occurrence in the flowers, and often on the leaves of plants.

Up to the present time, with but one exception [2]) this excretion of water, i. e. the bleeding of plants, the appearance of water on the various parts of leaves, and the occurrence of the more or less sweet fluids on the surface of nectaries has been ascribed to one and the same cause, pressure from within the plant. Either the so called root-pressure, or the pressure exerted in the stem or leaf-parts, from cells or groups of cells more or less near the point of excretion have been made to explain these various phenomena [3]).

I propose in the present investigation to deal with the phenomenon of excretion which takes place on the so called nectaries.

These nectaries may be found on the petioles (Acacia lophantha), stipules (Vicia faba), or blades (Prunus laurocerasus) of leaves. In the flower, they may be on, or form a part of any of the organs, or they may be special growths for themselves. In Fritillaria they form concavities on the inner side and at the base of each of the six perianthal divisions. In Viola they are a part of two of the five stamens. In many of the Liliaceae (Ornithogalum and Agapanthus) they form a part of the pistil. Often entire organs are changed into nectaries, as in Helleborus and Eranthis, where the petals become cup-shapped nectaries. In many cases discs, or swellings (Umbelliferae, Compositae) serve this purpose. Morphologically considered there is no unity whatever in the parts which may be appropriated to this office of excretion.

We find at first in the study of the anatomy of the nectaries little more in common than in the Morphology. Some nectaries are covered with a thick cuticula while others are entirely devoid of the same; some are provided with stomata through which the excretion finds its way to the surface, while the great majority are without them. The epidermis cells are sometimes disposed in one, oftener in two layers. A comparison of many nectaries however determines several characteristics to be nearly universal.

---

1) Moll l. c.

2) Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877. p. 232.

3) Sachs, Lehrbuch der Botanik 1874. p. 659.

The parenchyma of the nectary, the group of cells which seems to be actively concerned in the secretion, is almost invariably made up of smaller cells than that of the tissue immediately surrounding it.

The intercellular spaces are either entirely wanting or very small. The form and color of the contents of this group of cells is also generally very marked. Various proportions of glucose with nitrogenous compounds are easily shown to exist under the microscope [1]. It is easy to prove the existence of large quantities of grape sugar [2] in the parenchyma cells of the nectaries on the leaves of Prunus laurocerasus. Sugar, or starch, or both are invariably present in more or less varying quantities.

The fluid called nectar, excreted from the surface of the nectaries is usually sweet to the taste and contains in nearly all cases a large per cent. of solid substance, the larger proportion of which is sugar.

The question which I shall attempt to answer is, how this fluid or nectar finds its way to the surface of the nectary?

We may at once exclude the so called root-pressure from consideration since Unger [3] as long ago as 1844 discovered that the nectaries on the leaves of Acacia lophantha continued to excrete after being severed from the parent plants; and as it is a well known fact that the nectaries in the flowers of Fritillaria imperialis [4] and many others secrete nectar after having been cut and placed with their stems in water.

There are however but two ways possible for this excretion to take place. Either the nectar is forced to the surface by means of active internal pressure, which is the view entertained by botanists at the present time, or it takes its place there as the result of osmotic action exerted by a fluid on the surface of the nectary.

The following considerations and experiments will offer the means of deciding the question.

If there be placed on the surface of an animal membrane distended with water, and surrounded with a saturated atmosphere, a particle of moistened sugar, or a drop from a solution of the same, a current of water will be at once generated, flowing from the interior to the exterior of the membrane.

This current takes place according to the well known laws of Osmose and needs here no explanation.

If branches from Buxus sempervirens, Ilex and Ficus elastica [5] be cut and placed in dishes containing water, and on the surfaces of some of the leaves of each, be placed small drops of a solution of sugar, salt, or gum-

1) Behrens, Die Nectarien der Blüthen. Flora 1879. p. 2.

2) For method of proof see: Pringsheims Jahrb. VIII. p. 538. 1872.

3) Unger, Flora 1844. p. 707.

4) Sachs, Physiologie der Pflanzen. 1865. p. 236.

5) Leaves from these plants have no stomata on their upper surfaces.

arabic, by means of a pipette, we shall have the same phenomenon repeated which took place with the animal membrane. Upon covering these leaves with a bell-jar to prevent evaporation and watching the result, we shall see these small drops gradually become large ones, and finally in cases where the leaves are much inclined, flow down the inclination and drop from the surfaces.

Here again a current of water is generated and flows from the interior to the exterior through the cell-walls. This experiment may be repeated with any living plant tissue whatsoever with a similar result.

Selecting a hollow on the surface of a potato, where there are no lenticells, and placing therein the sugar solution we find the same quick response to this osmotic action. The thick cuticula of the leaves selected, and the cork layer of the potato are not sufficient to prevent the active effect of this law of Osmose. In the case of the animal membrane it makes no difference what the pressure of the water from within may be, as soon as the solution which was placed on the surface is removed by washing the current ceases. The same holds true of the leaves and plant tissues of every kind.

Fritillaria imperialis.

If we examine the flowers of Fritillaria imperialis we shall find in the interior at the base of each of the perianthal divissions a large drop of fluid, filling and hanging out from a rounded concavity, the nectary. Upon shaking away these drops we find they soon return.

Let us take two similar clusters of flowers, cut from the parent plant, both with actively secreting nectaries; remove the nectar from one cluster with a pipette, being very careful not to wound the surface of the nectaries, and from the other by means of washing with a common wash-bottle, drying the nectaries thoroughly with bibulous paper after the washing. Observing now what happens after we have placed both clusters under a bell-jar, we shall see that the nectar appears more quickly, and accumulates with more rapidity in the unwashed nectaries.

If there are old flowers in the cluster the nectaries of these will probably remain dry after the first washing. But let us remove the nectar from both clusters again, the one with a pipette and the other by washing and drying as was done at first. The nectar quickly returns in those nectaries where the pipette was used; but in the washed clusters the fluid does not again reappear unless some of the flowers are very young, in which case a third washing may be required to stop all further excretion.

From the first cluster we may again and again remove the nectar with pipette, and after each removal it will reappear; more slowly however after each repetition than on the previous time.

The nectaries on which the excretion of fluid has been stopped by washing may remain under a bell-jar in the most favorable conditions for excretion, but will continue dry until the flowers wither.

Having treated a cluster to washing until there is no further excretion, let us on a part of the nectaries place small particles of moistened sugar, on others minute drops of sugar-sirup, and still others we will leave unprovided with either. We will so arrange it that in some flowers there are nectaries provided with sugar or sirup and others with nothing on their surfaces. Retaining these flowers under a bell-jar and observing what happens we shall soon see the fluid on the surface of those nectaries provided with sugar or sirup slowly returning. In the course of two or three hours these nectaries will have their natural appearance, each being provided with its large drop of clear fluid hanging out from the concave nectary. But the nectaries in the same flowers, where sugar or sirup was not applied, remain dry and unchanged.

As a still further test a few of the nectaries on which the excretion has been induced with sugar may be again washed. Once or twice suffices to stop all excretion.

When these nectaries secrete no looger, i. e. after the washing, we may once more add sugar or sirup, which again as readily as at first, induces the excretion. which continues as though not before interrupted. By these experiments it will be seen that the flow of nectar can be wholly controlled by external treatment.

The relation existing here between the induced water current on the animal membrane or leaves, and the excretion of the nectaries of Fritillaria imperialis will readily be observed. In both cases the current from the interior to the exterior is the result of Osmose, caused by the existence of a solution on the surface of the membrane or nectary of a different quality from that existing in the interior.

How this fluid takes its place on the surface of the nectary is not wholly clear in all cases.

On many nectaries the upper layers of the walls of the epidermis-cells become disorganized; a fluid resulting from this metamorphosis raises, and finally bursts the overlying cuticula, and gives the first impetus through osmotic action to the current which flows from the parenchyma of the nectary to its surface.

On the glandular hairs of Primula sinensis [1]), Cistus creticus, Pogostemon Patschouli and many others, we have analogous examples of a fluid produced between the cell-walls and the cuticula. The same phenomenon has been observed in the excretion of gums, resins and viscid substances which are often found on the surface of buds, serving for their winter pro-

1) De Bary, Vergleichende Anatomie, 1877. p. 95.

tection [1]). It is possible also that this fluid may sometimes take its place on the surface of the nectary in the form of an excretion. Just below the base of the leaf, on the petioles of Prunus avium are two, sometimes more nectaries in the form of small wart-like swellings [2]). On these nectaries as well as on those of Clerodendron fragrans the production of a fluid between the cuticula and the underlying cell-walls, and the gradual raising of the former, can be easily studied. Sometimes the cuticula after having been once burst assunder may be renewed by the growing of a new layer, and thus this process repeated. This may occur several times on the nectaries of Prunus laurocerasus. On those of Acacia lophanta the different conditions of the cuticula, sometimes smooth and glossy as in the youngest nectaries, sometimes raised up in one or more hillocks or swellings in those nearing a condition of excretion, and sometimes the rough edges of the cuticula, in cases where it has been already burst in active nectaries, can readily be observed with the naked eye.

In all those cases where the nectary possesses a cuticula it is burst in this way, the nectar in no instance passing through it. In others where the nectary is devoid of a cuticula the production of a fluid on the surface which starts the excretion needs further study.

Acer pseudoplatanus.

Acer pseudoplatanus offers an illustration where the excretion takes place through numerous stomata on the surface of the disc-shaped nectary [3]).

Upon washing and drying these nectaries two or three times I found the excretion could be as readily controlled as in the case of Fritillaria imperialis. Each stoma opens into an open space below the guard-cells. The parenchyma of the nectary is devoid of intercellular spaces. The excretion takes place through the cells which bound this space, from five to seven in number.

Prunus laurocerasus.

The nectaries on the under side of the base of the leaves of Prunus laurocerasus were treated in the same way as those of Fritillaria, and in general with the same result.

In some cases these nectaries could be made wholly inactive by three washings, even with young leaves; with others six or seven washings were required. It is probable that in this last case a renewal of the cutic-

1) Hanstein, Über die Organe der Harz- und Schleimabsonderung in den Laubknospen. Bot. Zeit. 1868.

2) Reinke, Pringsheim's Jahrbücher für Botanik. Band X. 1876. p. 120.

3) Caspary, De Nectariis. 1848. p. 18. Behrens, l. c. p. 59.

ula takes place which is again burst by a further metamorphosis of the cell-wall.

After the nectaries of Prunus laurocerasus had excreted constantly for seven or eight days the nectar still contained large quantities of sugar.

I found in many cases that nectaries which had been active for a number of days, from 12 to 20, lost many of their central parenchyma cells, the walls completely disapparing; and that often an opening to the surface of the nectary in one or more places was effected through the disorganization of the epidermis cells. Many of the remaining cells gradually became thin-walled. There can be little doubt here but that the tissue of the nectary was changed into sugar. This whole process is closely related to the movements from place to place of the nourishing materials, and of the chemical changes which take place in the same.

It may seem to those who are unfamiliar with the most recent investigations in Osmose, that the slight differences which often exist between the concentration of the fluids within the plant and those on the surface of the nectaries may be insufficient to cause any especial osmotic action. In the investigations of Professor Pfeffer, whose work I have previously cited, a 1,0 % solution of cane sugar exerted a pumping-force equal to a column of quicksilver 57,1 Ctm. high. A 1,0 % solution of saltpetre gave a column of 175,8 Ctm., and the same concentration of sulphate of potassium a very much higher column. These results were obtained with an artificial membrane and serve to show the osmotic power of weak solutions.

The nectars of most plants taste sweeter and appear to contain more organic substance than that of Fritillaria imperialis. From a careful analysis of the nectar taken from the flowers of this plant I found 3,8 % solid substance. The ash was almost inappreciable. The solid substance was probably nearly all sugar.

Unger [1]) gives the specific gravity of nectars taken from three species of Agave as follows:

Agave Americana 1,05
- geminiflora 1,09
- lurida 1,20.

Assuming that the solid substance in these nectars consists of cane-sugar we shall have the following per cts.:

For Agave Americana 10 %
- - geminiflora 18 %
- - lurida 41,66 %.

Unger also gives the per cts. of sugar contained in the sap of several

---

1) Unger, Beiträge zur Physiologie der Pflanzen. Sitzungsberichte der Mathem.-Naturw. Classe der Kais. Academie der Wissenschaften. Bd. XXV. Juliheft 1857. p. 446.

species of maples and other trees richest in saccharine substances. In the birch he found 1,3 % sugar. The maples gave less. Schroeder [1]) found for the highest per ct. of sugar in the sap of the birch 1,92, lowest 0,34 %. With the maple the maximum reached 3,71 %, minimum 1,15 % per ct.

According to Unger the sap taken from a bleeding grape-vine on the eighth of April gave a specific gravity of 1,0009 and showed 0,07 % of sugar. Sap taken from another vine gave a sp. gr. of only 1,0001, containing almost no solid substance. This is sufficient to show the difference existing in general between the sap and nectars of plants.

It must be remembered also that the nectars often become very concentrated through the evaporation of water.

In many cases the sirup becomes so thick that sugar crystalizes out [2]).

Water Supply and its Relation to the Excretion of Nectar.

The bleeding of plants in the spring and the appearance of water on the leaves of may species, resulting from internal pressure arising in stem and root, exists in very close relations to the evaporation from the leaves and other rapidly growing parts.

The bleeding decreases as the buds are developed, and generally ceases entirely either before, or when the leaves are well unfolded and the amount of evaporation becomes great. This excretion of water on the leaves is seldom seen except in a very moist or altogether saturated atmosphere, when the cells become fully turgescent and the water is finally forced out at the stomata or water pores on the teeth or tips of the leaves.

If the condition of the atmosphere becomes drier, the evaporation from the leaves increases, and the excretion of the water from the water-pores ceases just as soon as the amount of water taken up by the roots falls below that passing off from the surface of the plant by evaporation.

The excretion from the nectary bears no such direct relation to the water supply of the plant or to evaporation from the leaves. The nectaries may be active when the water supply falls far below the necessary amount for the normal growth of the plant; even after the cells of stem and leaves loose their accustomed turgescence and become wilted. The nectaries on the leaves of Prunus laurocerasus, on a branch which was placed on a table without water in the dry air of an ordinary room, after having been kept under a bell-jar until the nectaries were active, continued to excrete nectar until the whole branch had lost more than one fourth of its weight.

The excretion of water in the bleeding of plants and on the leaves is the result of an internal pressure. The water flows out at the wound or

1) Schroeder, Die landwirthschaftlichen Versuchsstationen. Band XIV. 1871. p. 168.

2) Kurr, Untersuchungen über die Bedeutung der Nectarien in den Blumen. 1832. p. 108.

water-pore where it finds the least resistance. Such excretion can only take place when the whole mass of plant tissue is in a state of turgescence. On the other hand the excretion of water by the nectary depends upon the osmotic action of a fluid on its surface. Whether this fluid on the surface of the nectary has more or less osmotic power than the contents of the cells acted upon, or whether the cells are wholly or only in a partial state of turgescence will effect the excretion only in its rapidity. The required conditions for this one-sided water current exist when the cells are filled with a solution capable of generating more or less pressure, and their outer walls are penetrated with a fluid of a different quality from that permeating the inner and opposite walls.

The moment the entire wall of any given cell becomes saturated with a fluid of like quality, that moment all one-sided water flowing stops so far as caused by its own activity.

Neither the concentration of the nectar on the surface of the cells, nor that of the fluids filling the same, can offer any rules with reference to the excretion, unless we take into account the permeability of the cell-walls and the fluids which surround them.

Relation of Pressure to the Excretion of Nectar.

The excretion of water on the margins, teeth and tips of leaves of many plants, can at any time be reproduced by placing the given plants, after having cut them from the parent stem, under pressure [1]).

The excretion of the nectar cannot be reproduced in this way. Many nectaries on a branch of Prunus laurocerasus, which had been washed until they remained dry, were subjected to a pressure of a column of mercury 45 Ctm. in height. They remained under this pressure 24 hours, covered with a bell-jar, and in a saturated atmosphere without showing any moisture on their surfaces.

The water was forced into the leaves injecting the intercellular spaces, and flowing out in drops on wounded places. I have repeated this experiment on several plants. The result has been always the same, even with Acer pseudoplatanus, where the nectar finds its way to the surface through stomata. These stomata open however into a single wide space which has no connection whatever with the intercellular spaces of the leaf. It is readily seen from the above that water filtrates with little or no read-

1) The appearance of small drops of water on the tips and teeth of the leaves of many plants in a moist atmosphere is by no means wholly due to the so called root-pressure. The tissues of the stem may share in producing this effect. By taking thrifty plants of Impatiens glandulifera and cutting the stems off under water, and then placing the severed plant under a bell-jar in a moist atmosphere, many small drops will appear on the teeth of the leaves; occasionally large ones. This is also true with I. parviflora and Fuchsia. — Moll l. c.

iness into the tissues of the nectary. The smallness of the cells, favoring a high pressure, and the almost total failure of intercellular spaces will, in a measure, account for this.

As still further illustrating this principle I selected three branches from Prunus laurocerasus, as nearly equal in age and appearance as possible, and placed them under a bell-jar until all the nectaries were active. I now subjected one of the branches to a pressure equal to a column of mercury 25 ctm. in height, another to a negative pressure of 15 ctm., and the third I placed in a glass of water. The three branches were now covered by one and the same bell-jar.

The amount of nectar excreted was carefully observed. If there was a difference, which is quite probable, it was so slight that it was impossible to observe it without more accurate methods of measurement, than were applied. The surface of an actively secreting nectary generally differs from other surface parts of the leaf in being devoid of cuticula. Other things being equal, this should allow a more ready exit of water under pressure.

A pressure of 20 or 25 ctm. quicksilver is sufficient to inject the leaves, but may be less by an atmosphere than that existing in the small-celled tissue of the nectary.

The excretion of nectar in the case of Prunus laurocerasus has been shown not to be in direct relation to the water supply of the plant. The beginning of the excretion however, i. e. the metamorphosis of the cell-wall and the raising and final bursting of the cuticula, shows a much closer connection with the same.

Six branches from Prunus laurocerasus, all with inactive nectaries, as near alike in age and appearance as it was possible to select, were cut from the tree and placed under the following conditions:

No. 1. Subjected to a pressure of 20 ctm. quicksilver.

No. 2. Subjected to a pressure of 10 ctm. quicksilver.

No. 3. Placed in a glass of water.

No. 4. Subjected to a negative pressure of 10 ctm. quicksilver.

No. 5. End of the branch wrapped in bibulous paper, a strip of which hung down into water below.

No. 6. Placed in a glass without water. All the branches were covered with bell-jars and kept in a very moist atmosphere.

The nectaries on branch No. 1 began to excrete first after 24 hours, those on No. 2, 12 hours later, No. 3 about 13 hours after No. 2, No. 4 a few hours after No. 3, No. 5 were much slower, and only four nectaries had begun to secrete on the seventh day.

Some of the nectaries of No. 6 became moist but no further change took place and the branches gradually withered. The amount of moisture

supplied, thus seems to have a comparatively direct influence on the production of the fluid on the surface of the nectary.

I have observed that the nectaries on plants of Vicia faba and Acacia lophanta growing in pots are prevented from excreting when kept somewhat drier than the natural condition.

Influence of Temperature on the Excretion of Nectar.

The influence of temperature within certain limits on the excretion of nectar, after the nectaries have begun to be active, is not very striking.

If we select six potatoes, cut off their opposites ends, on one end of each make a round smooth hole 1 ctm. deep and $^1/_2$ ctm. in diameter, place these in two plates three in each with a little water, supply all the six holes by means of a pipette with two small drops of a 20 % sugar solution, place one plate in a room having a temperature of 20° C. and the other in a room with a temperature of 1° C. we shall be provided with the means in these artificial nectaries of observing the influence of temperature on osmotic action[1]). If the sinking of the temperature is sufficient to produce enlargement of the minute spaces between the particles making up the plasma-membrane, thus allowing the solution in the cells through exosmose to pass out, we may have a lessening of the activity; otherwise not. The holes made in the potatoes will in both rooms in a few hours be filled with fluid, pumped up from the underlying tissues. There will be very little observable difference in favor of the warm room.

Branches of Prunus laurocerasus changed from a temperature of 18° to 20° C., under the influence of which the nectaries were very active, to a temperature of from 1° to 5° C. continued to excrete nectar for several days only a little less in amount than in the warm room. Vicia faba and Acacia lophanta were subjected to the same changes of temperature, and in the main, with similar results.

In so far as temperature is concerned, a complete analogy seems to exist between the action of these artificial nectaries, from potatoes, and of the real nectaries of plants. In Professor Pfeffer's critical study of Osmose, already cited, it has been shown that the pressure which any given solution and membrane are capable of generating is not influenced to any great extent by a change of from 15° to 20° C. The membranes used are not wholly analogous to the plasma-membrane which lines the cell-walls.

Branches of Prunus laurocerasus placed at once in a cold room before the nectaries had begun to excrete remained in a temperature for 13 days ranging from 2,5°—7° C. The nectaries showed no signs of excretion.

---

1) The plate and potatoes used to test the low temperature should be placed several hours before use in the cold room, that the proper temperature at the beginning of the experiment may be secured.

During the next 14 days the thermometer rose gradually to 13,2° C. at which temperature many of the nectaries began to excrete nectar. A temperature of at least 12° C. is required in the case of Prunus laurocerasus for the metamorphosis of the cell-walls and the raising of the cuticula. After this stage has passed in the activity of the nectary a much lower temperature will suffice for the continued excretion.

Effect of Light on the Excretion of Nectar.

I placed cut flowers from Fritillaria imperialis and Helleborus purpurascens, before the buds were open, in a dark room. The flowers opened and secreted nectar as freely as those kept in the light.

Branches from P. laurocerasus, the nectaries of which were inactive were at the same time placed in a dark and a light room. The temperature was the same in each. There was no observable difference, either in the time when the nectaries began to secrete or in the amount of the excretion.

In diffused light the excretion of nectar in the nectaries of Eranthis hiemalis was almost zero. The amount was considerably increased when the flowers were placed in the sunlight.

The nectaries on the leaves of Acacia lophantha which were secreting finely in the sun, when placed 6 meters back from south windows in diffused light stopped all excretion after from one to two days; while the nectaries on such plants as were left in the sunlight continued active. The plants used were seedlings in pots, 15 to 30 ctm. high.

The nectaries on the stipules of Vicia faba, on such plants as were grown in the sun, began to secrete nectar when the first leaf was scarcely unfolded, while plants grown five meters back from large south windows, but where the direct sunlight did not reach them, never produced nectar. The latter plants, when brought into the sunlight sometimes began to secrete nectar on the first day, and always on the second. Plants grown in total darkness formed the nectaries perfectly, but never secreted nectar until brought into the sunlight. Such wholly etiolated plants secreted actively after from two to three days standing in the sunlight.

I have repeatedly removed plants of Vicia faba from the sunlight, where the nectaries were very active, into diffused light four or five meters from the windows and invariably with the same result.

Drying the nectaries at the time of removal with bibulous paper, I have found that there was no more nectar produced. Perhaps twice in 20 repetitions two or three nectaries out of 18 or 20 have secreted nectar under such conditions. It is very probable that in cases where secretion took place the nectaries had not been fully dried. Such plants as have actively secreted nectar in the sunlight and have remained inactive in dif-

fused light, begin to secrete again after a few hours when brought back into the sunlight.

Plants of Vicia faba were cultivated in small pots until they were from six to twelve Ctms. high. At this time they showed no signs of excreting nectar. They were then placed in bell-jars so arragned that the entering air passed through a tube filled with small pieces of pumice-stone which had been previously soaked in a solution of caustic potash. By this means the plants were allowed to continue their growth in an atmosphere entirely free from carbonic acid. When the bell-jars were placed in the direct sunlight, the nectar was secreted as freely as though the plants had been left in the open air. Whatever changes the light may cause in the contents of the cells of the nectaries, or may exercise on the tissues of the same, causing the excretion to take place, certain it is that these changes have no direct relation to assimilation.

According to Wunschmann [1]) the secretion in the pitchers of Nepenthes takes place with much more rapidity in the sunshine than in the shade.

Darwin [2]) has observed that the nectar in the flowers of Lobelia erinus and on the nectaries of Vicia sativa is only secreted in the bright sunshine. The excretion of nectar on most nectaries however is only very indirectly under the influence of light.

Absorption of Nectar.

I have observed on the nectaries of Vicia faba large drops of nectar which afterwards entirely disappeared, and under such conditions as to leave it probable that evaporation was not the cause.

In order to determine whether the nectar under certain conditions may be absorbed into the nectary I took fine plants in pots of Vicia faba grown in the sun, whose nectaries were secreting actively and placed them in diffused light in the back of a room where my previous experience had shown me that these plants would secrete no nectar on account of want of light. Large drops were standing on the nectaries. The plants were covered with bell-jars and provided with an atmosphere saturated with moisture. On the following day some of these nectaries showed no trace of nectar. The nectaries were not even moist. On the third day still others were dry. An examination with the lense showed no signs of any residue on the surface of the nectaries. There could have been no evaporation, and the only

---

1) Wunschmann, Über die Gattung Nepenthes, besonders in Rücksicht auf ihre physiologische Eigenthümlichkeit. 1872. p. 38.

2) Darwin, Die Wirkung der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich. 1877. p. 388.

possible conclusion was that the nectar had been absorbed[1]). I have repeated this several times with the same result. If one places a thin section of living plant tissue in a concentrated solution of sugar-sirup and observes the same under the microscope it will be seen that the solution passes readily through the cell-walls, acts osmotically on the plasma-membrane withdrawing some of the water which the cells contain and causing a more or less rapid shrinking or contraction of this living membrane. It cannot be readily shown that any of the sugar passes through the plasma-membrane, but that the cell-walls offer no obstruction is evident. In the absorption of nectar it is easily conceivable that the sugar is taken up through imbibition by the cell-walls. Whether the sugar passes again into the cell, and if so in what combination must be further studied before anything definite can be said. The nectar on the surface of the nectaries of Prunus laurocerasus was removed with a pipette every day for eight successive days. On the eighth day the nectar appeared to be as rich in sugar (Fehlings test) as on the first, showing that there was a constant supply of the same[2]).

The appearance of sugar on the surface of the nectary as well as its disappearance into the cell-walls is bound up with chemical changes and with the transport of nutritive and other materials in the plant. The whole subject needs further investigation.

General Conclusions.

In the case of the glandular hairs found on so many plants we have secretory organs wholly analogous to the nectaries, in so far as the method of secretion is concerned. There are nectaries also in which the secreting surface is made up of glandular hairs. This is the case with Vicia faba.

The secretion on the leaves of Dionaea results from an external irritation caused by the presence of a nitrogenous substance.

The direct excretion of the fluid on the surface of the leaves is probably caused by an active one-sided pressure in the underlying parenchyma cells.

The excretion in the case of Drosera may be more or less influenced in the same way by nitrogenous substances, and also in addition be partially caused by osmotic action. The excretion of water in the pitchers of Nepenthes and Sarracenia, and on the leaves of Pinguicula requires further study.

---

1) Bonnier, Les Nectaires. Étude critique, anatomique et physiologique. Annales des Sciences naturelles — Botanique — VI Series. Tome VIII. 1879. — The views put forth by Bonnier with reference to the absorption of Nectar seem to me to be erroneous.

2) I have already described the metamorphosis of the parenchyma and parts of the epidermis into sugar which I observed in these nectaries.

The phenomenon which occurs under the name of honey-dew [1] (when not connected with insects) very likely owes its origin to a process more or less closely related to the excretion of nectar.

The small drops of water which are found on the mycelium of Pilobolus crystallinus [2] and which have been supposed to originate from internal pressure, are in all probability the result of osmotic action on the surface of the same.

If the delicate plants are allowed to stand for a short time in a dry atmosphere, the drops vanish and in the place of each will be found a group of radiating crystals, easily seen with the naked eye. If the same plant be now covered with a bell-jar many of the drops of water will reappear, and precisely in those places where the crystalls were.

If however the mycelium, instead of being subjected to a dry air, be very carefully washed with the most delicate brush and distilled water, and then placed in moist air under a bell-jar the drops will not as a rule quickly reappear; often not at all.

Placing very minute particles of sugar on the washed mycelium quickly produced large drops.

In a number of cases I have observed the appearance of drops on mycelium which where not turgescent, and therefore not in a condition to exert any internal pressure.

Results.

I. The excretion of nectar is caused by the osmotic action of a fluid on the surface of the nectary.

II. This has its proof in the fact that the excretion is wholly under the control of external manipulation.

III. The excretion on the surface of nectaries can be wholly stopped by washing this fluid away with water.

IV. Nectaries made inactive through the removal of this fluid by washing, can again be brought into a state of activity upon the application of a solution of similar osmotic character (sugar-solution).

V. The excretion of nectar may take place when the tissues of the plant are not turgescent.

VI. The excretion of nectar is only very indirectly effected by positive or negative pressure.

VII. The nectaries of many plants secrete equally well in light or in darkness, while those of others require either the direct sunlight or strong diffused light.

VIII. The method of excreting in the nectaries is analogous to that of the glandular hairs on may plants.

---

1) Unger, Beiträge zur Physiologie der Pflanzen. Sitzungsberichte der Mathem.-Naturw. Classe der Kais. Akademie der Wissenschaften. Bd. XXV. Juliheft 1857. p. 450.

2) Sachs, Experimental-Physiologie. 1865. p. 237.

Experimental Part.

Arresting of the Secretion of Nectar by Washing, on the Nectaries of Fritillaria imperialis.

A stem of Fritillaria imperialis with three flowers, the youngest not yet open, but with nectaries just beginning to excrete, the second two thirds open, nectaries active, the third flower just fully open and nectaries filled with fluid, was taken for this experiment.

The nectaries were all washed thoroughly by means of a wash-bottle, afterwards dried with bibulous paper. It was necessary to open the bud to receive the first washing.

The nectaries of the youngest flower were washed four times, those of the other two three times during a period of three days. This was sufficient to stop all further flow of nectar. During the experiment the flowers were kept under a bell-jar in a moist atmosphere. At the end of the three days the flowers were still all fresh and young. None of the anthers were open. Such flowers, when left to their natural course of development excrete nectar for a period of from eight to ten days. When the nectar is removed with a pipette and the surface of the nectary left moist there is a quick return of the fluid. This is caused by the solution which remains on the surface and also fills the interstices of the outer cell-walls of the epidermis. It is easily understood that a constant removal of this solution with a pipette may in time so dilute the same as to stop the flow of nectar. Two causes may here be mentioned which are able to keep the nectary in a state of activity.

First: the constant evaporation of water which often reduces the nectar to a thick sirup, thus making the osmotic action much stronger than it otherwise would be; and second: the probable production for a considerable length of time in some cases, of a fluid by disorganization of the cell-walls.

In order to illustrate the difference between old and young nectaries in the continuation of the excretion, a flower from Fritillaria imperialis was selected in which the pollen was fully ripe, the anthers having already opened.

After carefully washing and drying the nectaries once the flower was placed in water under a bell-jar. The nectaries continued to remain perfectly dry.

Inducing the Excretion of Nectar on Inactive Nectaries by a Sugar-solution.

Fritillaria imperialis.

A flower stem of Fritillaria imperialis contained four flowers. The secretion on the nectaries of three was entirely stopped by washing. No excretion took place for some hours under a bell-jar in an atmosphere saturated with moisture. On some of the inactive nectaries were placed moist particles of sugar, on others a minute drop of sugar-solution, others were left in their dry condition. The nectaries supplied with sugar or sirup were, in from one to two hours filled with nectar and from this time on continued to secrete as though they had not been stopped by washing. Those nectaries left unprovided with sugar or sirup remained dry. The nectaries of one flower of the cluster were not washed and continued constantly to secrete nectar.

In the case of the flower with ripe pollen, which required but one washing to stop the excretion of the nectar, an application of a sugar solution brought all the nectaries into activity again.

Prunus laurocerasus.

On the under side, near the base of the leaves of Prunus laurocerasus are generally to be found four nectaries, two on either side of the midrib. Two branches, each with six or more leaves, the nectaries of which were active, were selected. The nectaries were washed with wash-bottle and dried with bibulous paper once each day until no further secretion appeared. Some of the nectaries required but two washings, others three, and still others as many as six repetitions. Some very young leaves required four washings. On some of these nectaries, after they had been dry and inactive during three days, were placed minute particles of moist sugar. On the following day large drops of nectar stood on these nectaries, which from this time on continued to excrete as though they had not been washed. With nectaries on which the excretion had been induced by sugar one washing was generally sufficient to again stop its flow. When bibulous paper was used for removing the nectar, a greater number of repetitions was required before the nectaries remained dry.

Eranthis hiemalis.

The tubular nectaries of seven flowers were washed and then dried with bibulous paper. On the following day this was repeated. The flowers remained under a bell-jar for several days until they withered, without further excretion of nectar.

Helleborus purpurascens.

The cup-shapped nectaries of two flowers washed and dried. After the second washing no more nectar appeared. Minute drops of a sugar-solution were placed in a few of the nectaries. Secretion again appeared in two or three hours and continued two days until the nectaries fell from the flowers. The nectaries not provided with sirup remained dry.

In the case of some of the Helleborus species I have found flowers in which the washing of the nectaries seemed not to have the slightest effect on the secretion of the nectar. Some of the nectaries were as active after eight and nine washings, applied during a period of six days, as at first.

Acacia lophanta.

Plant two feet high with 25 to 30 leaves. Placed under a bell-jar. Four nectaries on the petioles of the leaves washed and then dried. Three secreted no more nectar, the fourth required a second washing.

After two days of the most favorable surroundings, during which time these nectaries remained dry, sugar-sirup was applied to them. In a few hours the secretion accumulated and seemed to be going on normally. On the following day these nectaries were again washed. The youngest leaf again required the second manipulation before the flow of nectar ceased. After waiting one day in order to be sure that these nectaries did not again secrete, the same method of applying sirup, inducing the excretion, and again stopping it by washing, was for the third time repeated, and with similar results.

This treatment was applied to many other leaves on the same plant. Not a single nectary was observed to begin its secretion for a second time after it had once been left dry by washing. With very young plants the nectaries on the unfolding and rapidly growing leaves often required from three to five washings to effect a total stoppage of the nectar.

Acer pseudoplatanus.

Several branches placed under a bell-jar. Nectar secreted very freely, flowing in large drops over the discs and standing on the surface of the perianth.

Flowers in which the pollen was ripe required but one washing to stop the flow of nectar. Younger flowers required from two to four, according to their age. The application of a minute drop of sirup readily recalled the excretion.

Inactive Nectaries Placed under Pressure in order to See if This Would again Induce the Excretion.

Fritillaria imperialis.

Inflorescence with four flowers. The excretion of nectar in three flowers entirely stopped by washing. The flowers still young, none of the anthers having shed their pollen. This entire stem subjected to a pressure first of 20 ctm. quicksilver for five hours; and second to 40 ctm. quicksilver for another five hours. No change in the nectaries in either case observed. None of them became moist. The water was driven into the leaves, oozing out at wounded places and standing in pools on some of the under surfaces. The secretion in the one flower with active nectaries unchanged in quantity and apparently normal. The pressure seemed to have no perceptible influence either on the active or inactive nectaries.

Acer pseudoplatanus.

A branch of A. pseudoplatanus in the flowers of which the excretion of nectar had been stopped by washing was subjected to a pressure exerted by a column of quicksilver 45 ctm. high for more than 24 hours. No effect was observed on the dry nectaries. The water was driven to the surface of the delicate stems and young leaves, standing here and there in small drops. A similar trial with P. laurocerasus gave like results.

Excretion of Nectar under low Temperatures.

Prunus laurocerasus.

Several branches of P. laurocerasus whose nectaries were excreting finely in a room 17° to 20° C. were placed in a cold room. The nectar was removed with a pipette.

Feb. 2d. Monday 12 o'clock Ther. + 1° C.
- 3d. Tuesday 12 - - 5,5° C.
  All the nectaries secreting slowly.
- 4th. Wed. 12 o'clock Ther. 5° C.
  Nectaries active.
- 5th. Thursday 3 o'clock Ther. 3,5° C.
  Nectaries secreting well.
- 6th. Friday 10 o'clock Ther. 1,6° C.
  Nectaries provided with large drops of nectar.

Vicia faba.

Plants ith only the first leaf partially unfolded, four to six inches high, grown in small pots. Nectaries secrete first on the lowest pair of stipules, then on the stipules of younger leaves above.

Tuesday Feb. 10th.

Plants placed in a cold room where the Ther. stood 2,5° C. 12 o'clock.

Feb. 11th. Ther. 3,5° C. 12 o'clock.

Many nectaries secreting finely,

Nectar removed from the nectaries with bibulous paper.

Feb. 12th. Ther. 3,8° C. 9 o'clock A. M.

The nectaries from which the nectar was taken away on the previous day covered with fluid.

Feb. 13th. Ther. 3,5° C. 9 o'clock A. M.

Nectaries still active.

Feb. 14th. Ther. 3,8° C. 10 o'clock A. M.

Nectaries excreting.

Feb. 15th. Ther. 4,6° C. 10 o'clock A. M.

Nectaries active.

Nectar again removed with bibulous paper.

Feb. 16th. Ther. 4,8° C. 11 o'clock A. M.

Nectaries which were dried with bibulous paper on the 15th covered with nectar again.

Feb. 17th. Ther. 5,0° C. 10 o'clock A. M.

Nectaries still active.

These plants remained in this room until the 18th of march. The nectaries were constantly active. The temperature gradually rose to 10° C.

Comparison of the Action of Nectaries in High and in Low Temperatures.

Prunus laurocerasus.

Six branches of P. laurocerasus were selected as nearly equal in age and appearance as possible. The nectaries were all inactive. Three of these branches were placed in a warm room. The thermometer varied in this room from 18° to 21°4 C. during the several days which the experiment lasted. In the night the Ther. sank to 12° C.

Three of these branches were at the same time placed in a cold room. In this room the temperature varied very little between day and night.

Feb. 9th, on Monday the experiment began. On Wednesday 11th. the nectaries in the warm room were all actively excreting.

The following is the record of the nectaries in the cold room.

Feb. 9th. Ther. + 5,5° C. nectaries unchanged,
- 10th. - + 2,5° C. - -
- 11th. - + 3,5° C. - -
- 12th. - + 3,8° C. A few nectaries slightly moist.
- 13th. - 3,5° C. No further change.
- 14th. - 3,8° C. One nectary is excreting slowly.
- 15th. - 4,6° C. Two nectaries are excreting, a few others look moist.
- 16th. - 4,8° C. No change from yesterday.
- 17th. - 5,0° C. - - - -

From a study of the nectaries of P. laurocerasus placed in a cold room it can easily be observed that the cuticula does not become raised, as must be the case before the nectary can begin its excretion.

It is probable that the cold prevents the disorganization of the outer layers of the epidermis-cells necessary for the production of the fluid which begins the osmotic action.

Effect of Light on the Excretion of Nectar with the Nectaries of Vicia faba.

For this experiment nine pots, each containing from six to seven plants, were disposed of in the following manner. The plants were grown in the greenhouse. When the first leaf was only partially unfolded they were brought into the laboratory and used. All the plants were kept under bell-jars.

April 6th.

I. Three pots (about 19 plants) placed in south windows in the direct sunlight.

II. Three pots of plants placed six meters back from the south windows in diffused light.

III. Three pots of plants placed in a dark cupboard standing in the same room with I. and II.

I. These plants grew rapidly. On the 8th one pair of nectaries began to secrete.

The days were dark and cloudy until the 12th.

April 12th was bright and sunny and all the plants began to secrete nectar.

II. Plants grew rapidly in diffused light but never secreted nectar.

III. Plants grew rapidly until their reserve material was exhausted, but never secreted nectar. The nectaries were well formed however.

On the 12th of April the following disposal was made of the three pots of I.

The nectar was removed from all the plants in the three pots.

Pot No. 1 was left in the sunlight.

April 14th. All the nectaries excreting copiously. Nectar again removed.

- 15th. All the nectaries very active.

Pot No. 2. Placed in diffused light six meters from the windows.

April 14th. Of the seven pairs of nectaries from which the nectar was removed only one secretes nectar to day.

- 15th. None of the nectaries are secreting.

Pot. No. 3. Placed in the dark.

April 14th. Of the five pairs of nectaries from which the nectar has been removed four are moist. Nectaries again dried.

- 15th. Four pairs of nectaries dry, one pair still moist but not active.

On April 13th. One pot of plants from II. was placed in the sunlight.

April 14th. Two pairs of nectaries began to excrete nectar.

- 15th. Many of the nectaries are secreting finely to-day.

On April 13th. One pot from III. was placed in the sunlight. Plants much etiolated; color yellow to white.

April 14th. Four pairs of nectaries have begun to excrete.

- 15th. Many of the nectaries are active.

The continuation of the excretion on a few of the nectaries placed in the dark was probably an after effect of the light.

I have placed here only a very few of the many experiments which this work required. They will serve to illustrate the method employed.

II.

Uber Turgescenzänderungen in den Zellen der Bewegungsgelenke.

Von

Dr. C. Hilburg.

In seiner Abhandlung »Die periodischen Bewegungen der Blattorgane« hat Pfeffer experimentell nachgewiesen, dass die Änderung der Spannungsintensität bei den täglichen Bewegungen von Phaseolus vulgaris in dem Gelenkparenchym eine sehr ansehnliche ist, und die abendliche Zunahme in der oberen Gelenkhälfte einem Drucke von fünf Atmosphären entsprechen kann.

»Die inneren Vorgänge«, sagt Pfeffer weiter (l. c. p. 172), »welche die Expansionskraft und damit das Wachsthum antagonistischer Gewebecomplexe bedingen, sind noch nicht sichergestellt. In jedem Falle muss aber der der Expansionskraft direct zu Grunde liegende Vorgang von diesen veranlassenden, durch das Licht hervorgerufenen Änderungen unterschieden werden. Am wahrscheinlichsten dürfte der Expansionskraft ein vom Zellinhalt gegen die Wandung ausgeübter Druck zu Grunde liegen«.

Es sollte nun meine Aufgabe sein, zu untersuchen, ob für den Turgor in den Zellen des Gelenkparenchyms bei Tag- und Nachtstellung der Blätter durch Contraction des Zellinhaltes eine Differenz zu ermitteln sei.

Bekanntlich wird durch wasserentziehende Lösungen der Zellinhalt contrahirt, und indem, je höher die osmotische Leistung der Zelle, eine desto höhere Concentration der Lösung zur Contraction nöthig ist, können auf diese Weise Relationen des Turgors bestimmt werden. Diese Methode, die im Wesentlichen schon von Dutrochet [1]) und von Hofmeister [2]) angewandt wurde, ist neuerdings öfters von De Vries [3]) zu vergleichenden Un-

1) Mémoires 1837. p. 228.

2) Pflanzenzelle p. 52.

3) Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. 1877

tersuchungen des Turgors benutzt worden, welcher die Contractionsfeststellung mit dem Namen Plasmolyse belegte.

Der Nachweis für die Differenz des Turgors in unserem Falle konnte nun, um das Resultat voranzuschicken, nicht geliefert werden, vielmehr zeigte sich, dass der mittelst der Plasmolyse gemessene Turgor in den Gelenkzellen von Phaseolus vulgaris für Tag- und Nachtstellung der Blätter derselbe war, wenigstens keine merkliche Differenz ergab. Hätte sich der Turgor auf diesem Wege als verschieden nachweisen lassen, so hätte man einen Beweis für die oben angeführte Vermuthung Pfeffer's gehabt, einen Beweis, wie er für die Ansicht Wiesner's und von De Vries, dass Heliotropismus und Geotropismus durch eine entsprechende Veränderung des Turgors erzielt werden können, beigebracht wurde.

Aus dem erwähnten Resultate, wie es aus den weiter unten angeführten Thatsachen sich ergeben wird, darf nun nicht geschlossen werden, dass der Turgor bei den Variationen der Kräfte, wie sie in den Zellen bei Gelegenheit der periodischen Bewegungen zu Tage treten, keine Rolle spiele. Es berechtigt nur, zu sagen: auf diesem Wege lässt sich nicht entscheiden, ob Variation des thatsächlich ansehnlichen Turgors dem Wechsel der Expansionskraft zu Grunde liege oder nicht.

Um osmotische Druckkraft in den Zellen auf plasmolytischem Wege zu messen, bedarf es vor Allem, dass die in lebendem Verbande bestimmenden Ursachen beim Isoliren dieselben bleiben. Dass dieses aber nicht unbedingt der Fall ist, lehrt hinsichtlich des Turgors Mimosa pudica in ihren reizbaren Gelenken. In Folge eines Reizes auf das Blattstielgelenk, welcher durch Stoss veranlasst sein möge, wird, indem eine antagonistische Seite Wasser verliert, eine Compression derselben hervorgebracht, wobei jedenfalls eine Turgorsenkung die Ursache der Bewegung ist, gleichviel durch welche geänderten Zustände in der Zelle jene veranlasst wird. Dass die Reizbewegung der Gelenke auf Turgoränderung beruht, hat Pfeffer in seinen »physiologischen Untersuchungen« constatirt.

Zugleich hat derselbe nachgewiesen, dass die Turgorsenkung nur vorübergehend ist und sich auch in den intact bleibenden Gelenken nicht fixiren lässt, indem die Zellen immer wieder auf ihren alten Turgor zurückkommen, wie die Herstellung der im reizempfänglichen Zustand gegebenen Spannung und die Lage der Blattstiele zeigen.

Dieses Verhalten zeigt die Pflanze 1) nach Einwirkung der Dämpfe von Chloroform, Äther u. s. w. und 2) nach dauernder Berührung der grossen Gelenke, also jedenfalls unter Umständen, wo die Reizbarkeit aufgehoben ist. Desgleichen zeigen die abgetrennten einzelnen Gelenkhälften durch Straffwerden im Wasser, dass sie die maximale Turgescenz erreichen, obgleich sie nicht reizbar sind und nicht reizempfänglich werden. Wird nun ein gereiztes Gelenk plasmolytisch untersucht, so wird, da die Zellen immer auf ihren höchsten Turgor zurückgehen, auch nur dieser ge-

messen, jedenfalls nicht der Turgor der im gereizten Zustande befindlichen Zellen, welcher zweifellos geringer ist.

Dieser Fall demonstrirt also mit voller Klarheit, dass nicht unbedingt die Turgescenz in lebendem Verbande nach obiger Methode messbar ist. Wenn nun also feststeht, dass hier Turgorvariationen, durch Stoss verursacht, nicht messbar sind, so könnten dies ebenso andere durch andere auslösende Ursachen erzeugte nicht sein. Als solche auslösende Ursache können wir uns ja auch das Licht wirksam denken, wenn es in der Pflanze Zustände inducirt, die ein Sinken des Turgors zur Folge haben sollten.

So lange nicht der Gegenbeweis geführt ist, dass eine Analogie für die durch Licht erzielte gleichfalls, wenn man will, Reiz zu nennende Reaction der periodischen Bewegungen nicht vorliegt, ist ähnliches Verhalten als möglich zuzugeben, welcher Gegenbeweis bis jetzt fehlt.

Weiterhin können die durch auslösende Kräfte in der Pflanze verursachten Veränderungen an der Wechselwirkung der Theile im lebenden Verbande gekettet sein, also nicht an isolirten Stücken eintreten, wie der Mangel der Reizbarkeit an isolirten Gelenken der Mimosa zeigt. Dass operirte Gelenke für Lichtreiz noch empfänglich sind, ist nicht entscheidend, da auch bei Mimosa die mit der Pflanze in Contact bleibenden Stücke noch auf Reiz reagiren. Stücke von Cynareen-Staubfäden zeigen noch Reizempfänglichkeit, dagegen nicht mehr die einzelnen Schnitte.

Ob Gelenkstücke von Phaseolus, für sich isolirt, noch die periodischen Bewegungen zeigen, ist nicht untersucht, aber selbst, wenn dieses der Fall wäre, so wäre es doch nicht analog den Staubfäden der Cynareen für die einzelnen Schnitte gültig. Wie wir später sehen werden, lässt sich bei Schnitten von Bohnengelenken keine Turgorschwankung auf Lichtreiz hin durch Contraction constatiren, woraus sich freilich ebensowenig wie bei Mimosa schliessen lässt, dass Reizempfänglichkeit nicht mehr besteht.

Diese Verhältnisse sind in den bisherigen Arbeiten von De Vries und Wiesner vernachlässigt. Bei positiven Resultaten ist freilich anzunehmen, dass Turgorschwankungen vorhanden sind, aus negativen Resultaten ist aber nicht ohne Weiteres das Gegentheil zu schliessen. Das Verhalten der Mimosa bei plasmolytischen Untersuchungen zeigt, dass diese Methode ohne Kritik zu Irrthümern führen müss.

Warum Schwankungen des Turgors nur in lebendem Verbande des Ganzen möglich sind, wird erst zu untersuchen sein.

Pfeffer hat bisher allein diese Verhältnisse bei Mimosa betont und auch in seinen »osmotischen Untersuchungen« darauf aufmerksam gemacht.

Vergegenwärtigen wir uns die Sache bei den Bohnen, so ist offenbar die Pflanze bestrebt, im Dunkeln einen Zustand in den die Bewegung vermittelnden Zellen anzunehmen, der nach Constanz der Biegungsfestigkeit bleibt, wobei natürlich nicht ausgeschlossen ist, wie Thatsache lehrt, dass gewisse Oscillationen der Expansion, die sogenannten autonomen Bewe-

gungen, entgegengesetzte Änderungen in den antagonistischen Gelenkhälften hervorrufen. Das Licht dagegen führt einen anderen Gleichgewichtszustand ein, entsprechend diesen Umständen, welcher als Reiz aufgefasst werden kann, der so lange anhält, als die Pflanze reactionsfähig bleibt, und mit dem Verschwinden der Reactionsfähigkeit ebenfalls sinkt. Würde nun die Reactionsfähigkeit der Gelenke bei den Bohnen durch Zerschneiden derselben zerstört, so würden dann die Zellen analog wie bei Mimosa auf den Turgor des Dunkelzustandes zurückgehen, vorausgesetzt, dass Turgorschwankungen Ursache der periodischen Bewegungen sind. Immerhin ist, wenn letztere Voraussetzung zutrifft, ein solcher Rückgang in den Zellen auf den Dunkelzustand nicht unwahrscheinlich, und jedenfalls steht die Thatsache fest, dass durch Plasmolyse kein Unterschied im Turgor zu constatiren ist. Andererseits ist es Thatsache, wie weiter unten gezeigt werden wird, dass Wassereinwirkung den Turgor in den Gelenkzellen zum Sinken bringt.

Ob thatsächlich eine Turgorschwankung die Ursache der Variation bei den täglichen Bewegungen ist, oder ob eine andere Expansion dabei wirkt, soll hier nicht entschieden werden. Es ist nur immerhin wahrscheinlich, dass die Ursache im Zellinhalt zu suchen ist und nicht in den Variationen der elastischen Zellwände besteht, welche auch hinsichtlich der Elasticität bei den Cynareen auf Reiz hin nicht variiren. Ein definitiver Entscheid hierüber ist durch Plasmolyse nicht zu geben, indem freilich mit wasserentziehenden Mitteln auch der Imbibitionszustand von Zellhaut und Protoplasma schwankt, aber nicht gesagt ist, dass solcher in der zur Contraction nöthigen Concentration bestimmt zum Ausdruck kommt. —

Gehen wir jetzt zu den einzelnen Untersuchungen über.

Da sich bekanntlich die einzelnen Zellen und auch die gleichen Schichten des Parenchyms nicht gleichwerthig verhalten, so wurden deshalb nur die Grenzwerthe bestimmt, die ja mit Rücksicht auf Maxima und Minima entscheidend sind. Denn wenn Zellen, die entweder hohe oder niedere Concentration der Lösungen zum Contrahiren erforderten, allein variirten, so mussten sich dann doch die Grenzwerthe verschieben.

Als Objecte wurden die Gelenke von verschiedenen Pflanzen, Phaseolus, Mimosa u. s. w. benutzt, von denen zuerst Phaseolus vulgaris als Beispiel angeführt sei.

Von dieser Pflanze wurden die Gelenke der Primordialblätter solcher Exemplare untersucht, deren erste gedreite Blätter eben zur Entfaltung kamen. Die Gelenke der beiden gegenständigen ersten Blätter verhielten sich bei gleichzeitiger plasmolytischer Untersuchung im Wesentlichen gleich.

Zum Contrahiren der Zellen wurden Salpeterlösungen von verschiedener Concentration angewandt, welche mit Anilinblau gefärbt waren, wodurch das Erkennen von todten und lebenden Zellen wesentlich erleich-

tert wurde. Die verschiedenen Lösungen wurden au seiner Normallösung, in diesem Falle eine fünfprocentige, deren specifisches Gewicht genau bestimmt war, durch Verdünnung hergestellt. Der Fehler, der dadurch zu Stande kommt, dass statt des reinen Wassers solches mit Anilinblau gefärbtes (auf 3 Liter Wasser kamen 4 Gr. Anilinblau) angewandt wurde, konnte schon deshalb vernachlässigt werden, weil er für die relativen Bestimmungen des höheren oder geringeren Turgors der Zellen ein constanter war, indem die zu vergleichenden Schnitte immer in dieselben Lösungen gebracht wurden. Von mehreren Untersuchungen, welche das uns schon bekannte Resultat ergaben, seien folgende drei angeführt.

1) Eine in einem Topfe cultivirte Phaseolus vulgaris wurde während zweier Tage dunkel gestellt, und Querschnitte durch das Blattgelenk, worunter ich immer das Gelenk zwischen Blattstiel und Lamina verstehe, des einen der gegenständigen Primordialblätter in Salpeterlösung verschiedener Concentration gebracht, und diese bis zur mikroskopischen Untersuchung ebenfalls dunkel gehalten. Nach der Einwirkung der Salpeterlösungen, die übrigens ziemlich schnell vor sich geht, fand sich dann, dass von den parenchymatischen Zellen in

5 %	alle	contrahirt,	
4 1/2 %	-	-	
4 %	mehrere	-	
3 1/2 %	keine	-	
3 %	-	-	waren.

Darauf wurde dieselbe Pflanze von Morgens bis Nachmittags dem Lichte ausgesetzt, eine Zeit, die nach den Erfahrungen Pfeffer's ausreichend ist, um die Biegungsfestigkeit in den Gelenken auf den Tageszustand herabzudrücken. Es wurden dann von dem Gelenke des anderen einfachen Blattes, welches sich jetzt also vollständig wieder in der Tagstellung befand, Querschnitte in eben derselben Weise behandelt, nur mit dem Unterschied natürlich, dass jetzt die Lösungen, in welchen sich dieselben befanden, im Hellen standen. Es ergab sich dann bei der Untersuchung, dass von den parenchymatischen Zellen in

5 %	alle	contrahirt,	
4 1/2 %	-	-	
4 %	mehrere	-	
3 1/2 %	keine	-	
3 %	-	-	waren.

2) Ein anderes Exemplar von Phaseolus vulgaris in eben derselben Weise cultivirt, welches von Abends 6 Uhr bis Morgens 7 Uhr in einem Dunkelzimmer unter einem Pappcylinder gehalten wurde, ergab bei gleicher Untersuchung, dass die Gelenkzellen bei

5 % alle,
4 1/2 % -
4 % nicht,
3 1/2 % - contrahirt waren.

Nachdem diese Pflanze sich dann von 7 Uhr Morgens bis 12 Uhr Mittags im Lichte aufgehalten hatte, fand sich bei der Untersuchung der Gelenkzellen des gegenüberstehenden Blattes, dass in

5 % alle Zellen contrahirt,
4 1/2 % - - -
4 % keine - -
3 1/2 % - - - waren.

3) Ein drittes Exemplar von Phas. vulg., bei welchem sich die Blätter in Tagstellung befanden, ergab nach sofortiger Untersuchung, dass bei

4 1/2 % alle Zellen contrahirt,
4 % einige - -
3 1/2 % keine - -
3 % - - - waren.

Nachdem dieselbe Pflanze dann einen Tag und eine Nacht im Dunkeln gestanden, war das Resultat für die Gelenkzellen des anderen Blattes folgendes. Es waren bei

5 % alle Zellen contrahirt,
4 1/2 % - - -
4 % keine - -
3 1/2 % - - -

Diese Beobachtungen ergeben also, wie schon gesagt, dass sich der Turgor in den Blattgelenkzellen von Phaseolus vulgaris für Tag- und Nachtstellung nicht oder wenigstens nur in geringem Grade als verschieden nachweisen lässt. Nach Pfeffer [1]) lässt sich die grösste Expansionsänderung in der oberen Gelenkhälfte eines Bohnenblattes bei dem täglichen Beleuchtungswechsel auf mindestens 5,2 Atmosphären berechnen, und wahrscheinlich ist dieselbe noch und vielleicht ansehnlich höher. Die Expansionskraft für dasselbe Gelenk des Morgens ergab sich gleich ca. 2,5 Atmosphären.

Wenn also des Abends resp. in der Nacht die Expansionskraft in den Zellen der oberen Gelenkhälfte ihr Maximum erreicht hat, nämlich 7,7 Atmosphären, so ist dieselbe also um 208 % gestiegen.

Die geringste unter dem Einflusse des täglichen Beleuchtungswechsels beobachtete Expansionsänderung entsprach 1,9 Atmosphären, wobei sich der geringste Expansionsdruck auf 2,8 Atmosphären stellte. Das Maximum war also hier 4,7 Atmosphären, mithin war bis zur Nacht der Druck um ca. 68 % gestiegen. Ein Blick auf diese Zahlenverhältnisse genügt, um zu

1) Pfeffer, Periodische Bewegungen der Blattorgane p. 105 ff.

zeigen, dass, wenn die Expansionsänderung, wie vermuthet, durch Turgor zu Stande kommen soll, dieser ansehnlich schwanken muss. Dem entsprechend muss dann auch, falls der Turgor fixirt bleibt, der Unterschied in der Concentration der zur Contraction nöthigen Lösung ein sehr bedeutender sein.

Würden z. B. die Zellen der oberen Gelenkhälfte im Maximum ihrer Expansionskraft in 4 % Salpeterlösung contrahirt, so müsste, wenn wir selbst das Minimum der Änderung, 68 %, annehmen, die Zellen der oberen Gelenkhälfte bei der Tagstellung der Blätter, wo also das Minimum der Expansionskraft erreicht ist, einen Contractionspunkt von ca. $2^1/_2$ % angeben, vorausgesetzt, dass bei der contrahirenden Flüssigkeit Proportionalität zwischen Concentration und Leistung besteht. Falls das Letztere auch nicht zuträfe, so müsste doch eine grosse Differenz bei den Contractionen stattfinden [1]), während thatsächlich keine merkliche Differenz in irgend welchen Zellen des Parenchyms gefunden ist. Die Methode kann also nicht ungenügend sein, so dass die factischen Änderungen eventuell übersehen würden.

Nach den wenigen allgemeinen Betrachtungen muss also wohl immer derselbe Gleichgewichtszustand erreicht sein, falls Turgordifferenzen im Licht und Dunkel bestehen, die durch Contraction angezeigt würden, wenn sie eben erhalten blieben. Dass wir bei der Mimosa ganz ähnlichen Verhältnissen begegnen, dafür mögen folgende Untersuchungen sprechen, wo reizbare und nicht reizbare Gelenke mit einander verglichen wurden, sei es nun, dass dieser Zustand durch Chloroformiren oder durch Dunkelstarre hervorgebracht wurde.

1) Querschnitte durch das Blattstielgelenk wurden in Salpeterlösungen verschiedener Concentration gebracht, nach deren Einwirkung sich ergab, dass in

4 %	alle	Zellen	contrahirt,	
$3^1/_2$ %	-	-	-	
3 %	mehrere	-	-	
$2^1/_2$ %	keine	-	-	waren.

Dieselbe Pflanze wurde dann durch Chloroform in den Starrezustand versetzt, so dass die Reizbarkeit vollkommen aufgehoben war, worauf Schnitte durch das Blattstielgelenk in gleicher Weise wie vorher behandelt wurden. Das Resultat der plasmolytischen Untersuchung war dasselbe, nämlich dass in

4 %	alle	Zellen	contrahirt,	
$3^1/_2$ %	-	-	-	
3 %	einige	-	-	
$2^1/_2$ %	keine	-	-	waren.

1) Pfeffer, Osmotische Untersuchungen, p. 80.

2) Ein anderes Exemplar der Mimosa wurde durch mehrtägigen Aufenthalt im Dunkeln in den Starrezustand versetzt, und dann die Gelenkzellen in Salpeterlösungen gebracht. Auch hier ergab sich dasselbe Resultat wie bei den vollkommen reizbaren Gelenken derselben Pflanze, nämlich dass bei

4 % alle Zellen contrahirt,
3½ % - - -
3 % mehrere - -
2½ % keine - - waren. —

Was die schon zu Anfang erwähnten heliotropischen und geotropischen Krümmungen der Gelenke von Phaseolus vulgaris betrifft, so wurden Untersuchungen folgender Art angestellt.

1) Nachdem für die Zellen der oberen Gelenkhälfte des einfachen Blattes durch Plasmolyse bestimmt war, dass bei

4 % alle Zellen contrahirt,
3½ % die - schwach contrahirt,
3 % einige - -
2½ % keine - - waren,

wurde das Gelenk des gegenüberstehenden Blattes durch einen Spiegel von unten beleuchtet, während die obere Seite durch ein schwarzes Papier bedeckt war. Nach der positiv heliotropischen Krümmung des Gelenkes ergab sich dann bei der Untersuchung, dass nach Einwirkung der Salpeterlösungen auf die Zellen der oberen Gelenkhälfte bei

4½ % alle Zellen contrahirt,
4 % mehrere - schwach contrahirt,
3½ % keine - -
3 % - - - waren.

2) Bei einem anderen Exemplar von Phas. vulg. verhielt sich die Contraction der Gelenkzellen durch Salpeter so, dass bei

4 % die Zellen contrahirt,
3½ % - - der morphologisch oberen Seite stark,
- - - - unteren Seite schwach,
3 % einige - - - oberen -
keine - - - unteren -
2½ % keine Zellen contrahirt waren.

Darauf wurde die ganze Pflanze auf den Kopf gestellt, worauf sich nach einiger Zeit das andere Blatt geotropisch krümmte. Schnitte durch das Blattgelenk in Salpeter gebracht, zeigten dann, dass bei

4½ % alle Zellen contrahirt waren, die der morphologisch oberen Seite schwächer als die der unteren Seite,
4 % die Zellen der oberen Seite schwach,
- - - unteren - stark,

$3^1/_2$ % die Zellen der oberen Seite nicht,
einige - - unteren - contrahirt,
3 % keine - contrahirt waren.

3) Von einem dritten Exemplar von Phas. vulg., welches in derselben Weise wie eben behandelt wurde, ergaben sich folgende Procentzahlen. Die Gelenkzellen des Blattes, welches sich in Tagstellung befand, waren bei

$4^1/_2$ % alle contrahirt,
4 % - -
$3^1/_2$ % die der oberen Seite stark,
- - unteren - schwach,
3 % wenige der oberen Seite,
keine der unteren -
$2^1/_2$ % nicht contrahirt,

während die Zellen des geotropisch gekrümmten Gelenkes bei

$4^1/_2$ % contrahirt,
4 % die der morphologisch oberen Seite schwach,
- - - unteren - stark,
$3^1/_2$ % die der oberen Seite nicht,
- - unteren - stark,
3 % nicht contrahirt waren.

Der Unterschied in der Contraction der oberen Gelenkhälfte, bei denen in Folge heliotropischer und geotropischer Krümmungen der Turgor zunimmt, beträgt nach diesen einfachen Versuchen ca. 1 % Salpeterlösung, was also, wenn wir wieder Proportionalität zwischen Contraction und Leistung annahmen, für die osmotische Kraft einer Variation von 25 % entsprechen würde, das Maximum als Einheit, oder 33,3 %, das Minimum der Expansionskraft in den Zellen als Einheit gerechnet.

Aus diesen Beispielen geht also hervor, dass sich bei heliotropischen und geotropischen Krümmungen eine Verschiedenheit im Turgor, genügend für die Variation der Expansionskraft, welche sich nach den annähernden Berechnungen und Messungen Pfeffer's[1]) für Geotropismus auf $^1/_2$—1 Atmosphäre stellt, durch Plasmolyse nachweisen lässt.

Es sprechen diese Versuche für die Ansicht der schon zu Anfang erwähnten Forscher Wiesner und De Vries, dass bei Heliotropismus[2]) und Geotropismus auf irgend welche Weise der Turgor in den Zellen gesteigert wird. Durch die vermehrte Dehnung steigert sich das hiervon abhängige Wachsthum der Zelle, resp. kann in solchen Fällen hervorgerufen werden, wo es sonst nicht stattfände. Auf diese Ursachen muss das Aufrichten von

---

1) Pfeffer, Periodische Bewegungen, p. 146.

2) J. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche, Sep.-Abdr. a. d. XLIII. Bd. d. Denkschr. d. math.-naturw. Classe d. k. Akad. Wien 1880. Theil II. p. 21.

gelagertem Getreide [1]) zurückgeführt werden und ebenso ein von Pfeffer beobachtetes gewisses Wachsthum von Gelenken bei geotropischen Krümmungen, wenn diese längere Zeit fortdauerten, während bei kurzer geotropischer Einwirkung kein Wachsthum stattfand [2]).

Aus den Thatsachen, dass die durch Heliotropismus und Geotropismus hervorgerufenen Änderungen der Expansionskraft fixirbar sind, während dieses bei den durch Tageswechsel hervorgerufenen nicht der Fall ist, folgt also wohl, dass dieselben von einander verschieden sein müssen. Man kann mithin den Schluss daraus ziehen, dass einseitige Beleuchtung andere und zwar hier sicher den Turgor modificirende Wirkungen schafft als die allseitige Helligkeitsschwankung, welche die Ursache der täglichen Bewegungen ist und jederzeit Hebungen und Senkungen der Expansionskraft in den Gelenken veranlasst. —

Bei der Verfolgung dieser bezüglichen Untersuchungen stellte sich nun zufällig eine bemerkenswerthe Thatsache heraus, die wir in Folgendem weiter besprechen wollen.

Um die gefundenen Thatsachen im Allgemeinen voranzuschicken, so waren es folgende:

Schnitte von Bohnengelenken, in Wasser gebracht, zeigen nach einer gewissen Zeit eine Senkung des Turgors in den Parenchymzellen an.

Diese Eigenschaften besitzen mehr oder weniger nur die Gelenkzellen, die im Licht sowohl wie im Dunkeln waren, und kommt dieselbe bei anderen Gewebezellen derselben Pflanze nicht oder nur andeutungsweise vor. Zellen von heliotropisch und geotropisch gekrümmten Gelenken zeigen dasselbe Verhalten.

Zellen, zuvor in Salpeterlösungen von bestimmter Concentration an, 1—1 1/2 %, sowie in Kochsalz, schwefelsaurem Kali, Natronsalpeter gebracht, ergeben nach nachheriger Wassereinwirkung keine Senkung des Turgors. Sehr verdünnte Salpeterlösungen, etwa bis 0,5 %, verhalten sich wie reines Wasser.

Der in Wasser einmal gesunkene Turgor erreicht durch darauf folgenden Aufenthalt in Salpeter nicht wieder seine alte Höhe.

In Zuckerlösungen von 5 % an sinkt der Turgor der Zellen, wie der Vergleich gegen Salpeter zeigt, jedoch nicht in dem Maasse wie in Wasser.

Zuckerlösungen bis zu ca. 5 % verhalten sich wie Wasser.

Einwirkung der Zuckerlösungen, selbst bis zu 20 %, verhindert bei nachherigem Wasserzutritt die Senkung des Turgors nicht.

Ganze Gelenkhälften in Wasser gelegt, ergeben auch Senkung des Turgors.

---

1) De Vries, Aufrichten des gelagerten Getreides. Landwirthsch. Jahrb. 1880. Bd. IX. p. 492.

2) Pfeffer, Periodische Bewegungen der Blattorgane, p. 139.

Betrachten wir nun die hier kurz angedeuteten Thatsachen genauer.

Der Übersichtlichkeit halber seien die einzelnen Versuche am Schluss der Arbeit aufgeführt und hier nur immer auf dieselben hingewiesen.

Von einem Bohnengelenk, bei dem durch Plasmolyse festgesetzt war, dass die parenchymatischen Zellen bei $3^1/_2$ % Salpeter nicht mehr contrahirt wurden, waren Querschnitte während mehrerer Stunden in Wasser gebracht, um zu beobachten, ob sich ein Unterschied constatiren lasse, wenn man die Schnitte so hell oder dunkel halte. Bei der darauf folgenden plasmolytischen Untersuchung fand sich dann, dass die Zellen jetzt bei $3^1/_2$ %, 3 % und selbst bei $2^1/_2$ % contrahirt wurden.

Nach vielen ähnlichen Untersuchungen, von denen im Anhang I mehrere aufgeführt sind, stellte sich also hier die bemerkenswerthe Thatsache heraus, dass der Turgor in den Zellen, nachdem diese sich einige Zeit im Wasser aufgehalten hatten, bedeutend gesunken war.

Auch bei den Blattgelenken von Phaseolus vulgaris, welche durch Heliotropismus gekrümmt waren, wurde derselbe Unterschied zwischen der directen Einwirkung des Salpeters auf die Zellen und der Einwirkung nach vorherigem längeren Aufenthalt in Wasser gefunden, wobei es in einzelnen Fällen schien, als ob die Differenz zwischen den Zellen der Ober- und Unterseite bestehen bliebe (Anh. II). Nachdem nun diese bemerkenswerthe Thatsache zur Genüge constatirt war, wurde zuerst die Frage aufgeworfen, ob auch bei der Contraction mittelst anderer Salze resp. osmotisch wirkender Stoffe sich ein solcher Unterschied im Turgor zeigen lasse.

Zur Beantwortung dieser Frage wurden Untersuchungen der Einwirkung von Natronsalpeter, schwefelsaurem Kali, Kochsalz und Zucker auf die Blattgelenkzellen von Phaseolus vulg. angestellt, wobei sich bei allen ein Unterschied im Turgor nachweisen liess, je nachdem man die Querschnitte direct in die Lösungen brachte oder erst nach einem mehrstündigen Aufenthalte in Wasser (Anh. III). Es ergab sich nun hieraus, dass nicht etwa das verschiedene Verhalten des Turgors auf der Einwirkung eines einzelnen Stoffes, sei es nun die Salpetersäure, das Kali oder Natron u. s. w., auf die Plasmamembran beruhe.

Wurden Schnitte von ein und demselben Bohnengelenk in Wasser gebracht und so hell oder dunkel gehalten, so zeigten sie bei der Plasmolyse dasselbe Verhalten, wie aus den unter I angeführten Beispielen hervorgeht.

Die Senkung des Turgors in Wasser geht nicht sofort vor sich, sondern erst, nachdem die Einwirkung desselben mindestens $^1/_2$ bis $^3/_4$ Stunden gedauert hat.

Querschnitte, welche auf einem Objectträger, so dass sie in Luftcontact blieben, in einen dampfgesättigten Raum gebracht waren, ergaben bei der Contraction der Zellen durch Salpeter keinen Unterschied gegenüber den Zellen, die direct in Salpeter gelegt waren.

Um die Einwirkungen des Wassers und der contrahirenden Flüssigkeit näher festzustellen, wurde in der Weise verfahren, dass man Querschnitte eines Gelenkes, dessen Zellen, direct in Salpeter gebracht, bei ca. $3^1/_2$ % contrahirt waren, in reinem Wasser, in 0,1 %, 0,3 % 0,5 % und 1 % Salpeterlösung einige Zeit liegen liess und dann in stärkere Lösungen brachte. Es zeigte sich dann, dass sich die ganz schwachen Lösungen, nämlich 0,1 und 0,3 % wie Wasser verhielten, während die stärkeren Lösungen 0,5 % und 1 % keine Veränderung des Turgors hervorgebracht hatten.

Umgekehrt wurden Querschnitte, die in 0,5 % und 1 % gelegen hatten, längere Zeit in Wasser gebracht und dann der Contractionspunkt bestimmt. Dabei ergab sich, dass die Zellen, die also durch Liegen in 0,5 % und 1 % keine Veränderung des Turgors gegenüber den direct in Salpeterlösungen von höherem Procentgehalt gebrachten zeigten, jetzt, nachdem sie einige Zeit in reinem Wasser gewesen waren, wieder den bekannten Unterschied der Contraction angaben. Legte man dagegen Schnitte aus 1,5 %, 2 %, $2^1/_2$ % und 3 % Salpeter in Wasser, so war hier kein Heruntergehen des Turgors zu constatiren (Anh. IV).

Es geht also hieraus hervor, dass nach der Einwirkung gewisser procentiger Salpeterlösungen, welche nach circa 10 bis 15 Minuten eintritt, eine Senkung des Turgors in Wasser verhindert wird. War der Turgor der Zellen durch Wassereinwirkungen einmal gesunken, so wurde er durch einen darauf folgenden Aufenthalt in Salpeter nicht wieder gesteigert.

Weiter wurde dem Wasser, um den gesunkenen Turgor vielleicht zu regeneriren, in verschiedenen Mengen Spuren von Ammoniak, Essigsäure, Salzsäure, Chloroform u. s. w. zugesetzt, wobei sich jedoch für die Contraction der Zellen durch Salpeter kein Unterschied gegenüber reinem Wasser herausstellte.

Anders fielen die Versuche aus, die mit Zuckerlösungen in derselben Weise angestellt wurden wie mit Salpeter.

Wie aus den Beispielen in Anh. III zu ersehen, verhalten sich die Zellen der Blattgelenke so, dass, wenn sie direct in Zuckerlösung gebracht bei 15 % ca. contrahirt werden, sie nach längerem Aufenthalte in Wasser diese Erscheinung schon bei 10 % resp. auch 7,5 % zeigen. Schnitte in verdünnte Lösungen gebracht bis zu 5 %, verhielten sich ebenso, wie wenn sie in reinem Wasser gewesen wären. Wurden Schnitte aus 5 %, 10 %, 15 % und selbst 20 procentigen Lösungen in Wasser gelegt, so zeigten die Zellen nach nachheriger Prüfung mit Zuckerlösungen alle einen gesunkenen Turgor, gleich den Zellen, die von Anfang an nur in Wasser gelegen hatten. Brachte man Schnitte eines Gelenkes, für dessen Zellen der Contractionspunkt in Salpeterlösung auf ca. $3^1/_2$ % bestimmt war, in Zuckerlösungen von 3 % bis 20 % und nach längerem Liegen (die Einwirkung des Zuckers geht bedeutend langsamer vor sich als die des Salpeters)

in Salpeter, so wurden die Zellen bei einer bedeutend niedereren procentigen Lösung contrahirt, nämlich schon bei $2^1/_2$ % (Anh. V).

Wir haben also hier einen Unterschied in der Wirkung des Zuckers gegenüber der des Salpeters. Bis zu einem gewissen Grade sinkt der Turgor in Zuckerlösungen, wie der Vergleich mit Salpeterlösungen beweist, d. h. die Zellen der Schnitte, die in Zuckerlösungen gelegen haben, zeigen einen niedereren Turgor an, als die Zellen von gleichen Schnitten, die nur der Einwirkung von Salpeterlösungen ausgesetzt gewesen sind.

Andererseits zeigt der Vergleich der Zuckerlösungen mit reinem Wasser, dass auch hier eine Differenz in der Erhaltung des Turgors zu Gunsten des Zuckers zu Tage tritt. Aus den Beobachtungen, dass die Zellen, die nach Einwirkung von 3 % bis 20 % Zuckerlösung in Wasser gebracht waren, einen gesunkenen Turgor zeigten, würde dann folgen, dass der Zucker wohl das Herabgehen des Turgors verlangsamt, resp. nur bis zu einem gewissen Punkte erlaubt, ohne indess solches wie Salpeter bei darauf folgender Wassereinwirkung zu hindern.

Bei den Kochsalzlösungen, die auch mit Salpeter in dieser Hinsicht verglichen wurden, trat dieser Unterschied nicht zu Tage, indem sich dieselben wie Salpeterlösungen verhielten.

Um zu sehen, ob die Loslösung aus dem Zellverbande einen Einfluss ausübe, wurden Stücke eines Gelenkes von dem Gefässbündel und der Epidermis befreit, einige Stunden in Wasser gelegt. Nach der plasmolytischen Untersuchung wurde dann auch hier bei den Zellen die Abnahme des Turgors gefunden. —

Nachdem nun diese Thatsachen für die Bohnengelenkzellen festgestellt waren, wurde die Frage aufgeworfen, ob diese Erscheinung auch bei den Gelenkzellen anderer Pflanzen auftrete, und wenn dieses, ob sie im Allgemeinen nur auf die Gelenkzellen beschränkt sei oder überhaupt bei allen Zellen der Pflanzen vorkomme.

Was den ersten Theil dieser Frage betrifft, so zeigten (Anh. VI) Untersuchungen mit Mimosa pudica, Acacia lophanta, Maranta rotundifolia, Cytisus laburnum, Amicia zygomeris und Phyllanthus Niruri, dass sich auch bei diesen mehr oder weniger ein Unterschied des Turgors in der beschriebenen Weise durch Wirkung des Wassers nachweisen liess. Aus den im Anhang angeführten Beispielen geht auch hervor, dass die Gelenke von solchen Pflanzen, die geringe tägliche Bewegungen zeigen, z. B. Maranta, nur einen geringen Unterschied des Turgors ergeben, und dass dieser Unterschied, wie es scheint, desto grösser ist, je intensiver die Bewegungsfähigkeit. Am besten documentiren sich diese Thatsachen bei Phyllanthus Niruri, wo die Blattstielgelenke, die nur wenig oder gar keine Bewegung zeigen, auch nur wenig Unterschied im Turgor durch Wassereinwirkung erkennen lassen, während derselbe bei den Blättchengelenken, die eine

ziemlich grosse drehende Bewegung auf Lichtänderung machen [1]), ein ziemlich bedeutender ist.

Um zu entscheiden, ob nur auf die Gelenkzellen das Verhalten des Turgors beschränkt sei, wurden Längsschnitte durch das hypocotyle Glied der Keimlinge von Phaseolus vulgaris und Lupinus und durch die Blattstiele von Phaseolus, Mimosa pudica, Acacia lophanta, Maranta und Phyllanthus Niruri in der angegebenen Weise behandelt, wobei sich mit Ausnahme der Mimosa kein Unterschied in der Contraction der Zellen durch Salpeter zeigte (Anh. VII). Wenn man beachtet, dass der in den Parenchymzellen der Blattstiele von Mimosa in analogem Sinne wie in Gelenken gefundene kleine Unterschied in der Contraction, etwa $^1/_2$ %, wohl ebenso gross ist, wie bei Gelenken von geringer Bewegungsfähigkeit, so hat man eine graduelle Abstufung von solchen Zellen, bei denen der Unterschied des Turgors auf Wassereinwirkung hin in hohem Maasse hervortritt, zu solchen Zellen, die diesen Unterschied nicht zeigen.

Wie die Sache bei Impatiens Noli tangere und Chenopodium liegt, die auch auf Lichtreiz hin Bewegungen mit Wachsthum verbunden ausführen, habe ich zur günstigen Jahreszeit zu untersuchen versäumt. Übrigens wirkt allseitiges Licht allgemein auf Zellen so ein, dass Wachsthum verlangsamt wird, und mit dieser Reactionsfähigkeit ist also Senkung des Turgors im Wasser nicht verknüpft.

Demnach beziehen sich die beschriebenen Verhältnisse zunächst nur auf die ohne Wachsthum Bewegung ausführenden Gelenke. —

Bei Betrachtung dieser Thatsachen und besonders des Umstandes, dass, je geringer die Bewegungsfähigkeit der Gelenke ist, desto kleiner auch die Senkung des Turgors durch Wasserwirkung ausfällt, stösst man auf die Vermuthung, dass die hier gefundene Senkung des Turgors im Zusammenhang steht mit der Bewegungsfähigkeit, d. h. dass analoge Variationen des Turgors vielleicht auch in der lebenden Pflanze vorkommen. Ob diese Vermuthung in der That richtig ist, muss noch durch kritische Untersuchungen, die jedenfalls schwierig sind, entschieden werden, immerhin ist es aber möglich, dass auf diesem Wege ein wesentlicher Schlüssel zum Erkennen der physiologischen Vorgänge in der lebenden Pflanze für diesen Fall geboten wird.

Nachfolgende Erörterungen sollen nur dazu dienen, einige Möglichkeiten zur Erklärung des gefundenen Vorganges anzudeuten.

Die Senkung des Turgors in Wasser kann erzielt werden:

1) durch Diosmose eines Stoffes,

2) ohne solche durch eine Änderung in den für den Turgor der Zellen bestimmenden Factoren.

Da letztere jedenfalls mannigfacher Art sind, wird auch eine Ände-

1) Pfeffer, Periodische Bewegungen der Blattorgane, p. 159.

rung durch verschiedene Modificationen eintreten können, von denen wohl die nächstliegenden wären, die Dissociation der den Turgor bestimmenden osmotischen Stoffe und die Änderung der Plasmamembran, deren Qualität ja auch bei den Schwankungen des Turgors in den Zellen eine Rolle spielt resp. spielen kann[1]). — Eine andere Möglichkeit, dass die Senkung des Turgors durch Volumänderung der Zellen im Wasser hervorgebracht würde, bleibt ausgeschlossen.

Beachtet man, dass ein ganz kurzer Aufenthalt in Wasser eine Veränderung des Turgors nicht hervorbringt, sondern diese sich erst nachweisen lässt, nachdem der Wassercontact wenigstens ca. $^1/_2$—$^3/_4$ Stunden gedauert hat, so konnte man annehmen, dass die osmotisch wirkenden Stoffe in dem Zellsafte Wasser aus der Umgebung anziehen und dadurch die Zellhaut ausdehnen. Geht dann diese Dehnung über die Elasticitätsgrenze der Zellwand hinaus, so wird, mögen nun neue Moleküle eingelagert werden oder nicht, die Zelle an Volumen zunehmen. Werden dann diese Zellen in Salpeter gelegt, so wird natürlich der Contractionspunkt für dieselben ein niederer sein, vorausgesetzt, dass die gelöste, osmotisch wirkende Stoffmenge absolut unverändert bleibt. Um zu entscheiden, ob die Zellen beim Liegen in Wasser eine Vergrösserung erfahren, wurden folgende Untersuchungen angestellt.

Da, wie wir früher gesehen haben (p. 35), die Zellen auch im grösseren Verbande mit einander, in ganzen Gelenkstücken, auf Wasserwirkung eine Senkung des Turgors zeigen, so wurde ein Gelenk so gespalten, dass noch Stücke des Stieles und der Blattlamina anhafteten. Von der einen Gelenkhälfte wurden Schnitte direct in Salpeterlösungen gebracht, und der Contractionspunkt bestimmt, während die andere Gelenkhälfte, nachdem die Epidermis entfernt war, um den Zutritt des Wassers zu den Parenchymzellen zu erleichtern, auf Kork festgesteckt, so dass keine Bewegung möglich war, und unter Wasser gesetzt wurde. Ein Wachsen resp. Dehnen der Zellhaut wurde also hierdurch vollkommen verhindert.

Verglich man nun nach längerer Einwirkung des Wassers die Zellen dieser Gelenkhälfte mit denen der anderen Hälfte, so fand man wieder den charakteristischen Unterschied, der Turgor war bedeutend gesunken.

Zugleich wurden Querschnitte durch das Blattgelenk in einen Tropfen Wasser auf einem Objectträger gebracht und darüber mittelst eines Brückchens ein Deckglas gelegt, so dass die Querschnitte nicht gedrückt wurden, worauf möglichst schnell mit dem Mikroskope eine Zelle eingestellt und gemessen wurde. Bis dahin konnte sich der Turgor in den Zellen nicht verändern, da erwiesen war, dass derselbe in kurzer Zeit, etwa 5—10 Minuten, in Wasser nicht sinkt. Die Messung geschah in der Weise, dass von einer möglichst regelmässigen, im optischen Querschnitt annähernd sechsseitig erscheinenden Zelle, die Längen der drei Durchmesser mit dem

1) Pfeffer, Osmotische Untersuchungen, p. 168 ff.

Mikrometer bei einer Vergrösserung von ca. 610 (Seibert, Ocul. III, Object. V) bestimmt wurde. Von zwei Zellen, die in diesem Falle gemessen wurden, betrug die Länge der annähernd als Durchmesser zu bezeichnenden Entfernungen von fixirten Punkten der Zellwand 74, 65, 53 und 70, 65, 56 Theilstriche des Mikrometers, was, in Millimetern ausgedrückt, bezüglich 0,09398, 0,08255, 0,06731 und 0,0889, 0,08255, 0,07112 mm macht. Nach mehrstündiger Beobachtung konnte keine Vergrösserung constatirt werden. Würde nun durch Dehnung der Zelle der Unterschied im Turgor hervorgebracht, so müsste, wenn der Turgor, wie aus den Contractionsverhältnissen hervorgeht, bei angenommener Proportionalität, um die Hälfte im Wasser sinkt, das Volumen der Zelle verdoppelt werden.

Nehmen wir der Einfachheit halber die Gestalt der Zelle als Kugel an, so hätten wir bei einer Verdoppelung des Volumens die Proportion:

$$\frac{4}{3} r^3\pi : \frac{4}{3} \varrho^3\pi = 1 : 2,$$

wo r den Radius der ursprünglichen und ϱ den der vergrösserten Zelle bezeichnen soll.

Dann haben wir $\varrho = r\sqrt[3]{2}$ oder gleich $r \,.\, 1{,}25$.

Es müsste also bei unserer Annahme der Radius oder auch der Durchmesser sich um $^1/_4$ seiner Länge vergrössern, also immerhin genug, um beobachtet werden zu können.

Aus diesen Versuchen, die öfters wiederholt wurden, muss also geschlossen werden, dass bei dem Aufenthalte der Zellen in Wasser kein Wachsthum zu Stande kommt.

Ob nun eine von den oben unter 1) und 2) angeführten Möglichkeiten für die Senkung des Turgors in der That zutrifft, ist hier nicht erledigt, noch weniger, speciell welche Variationen bei diesen Möglichkeiten wirksam sind. Bei der Betrachtung der verschiedenen Thatsachen stellt sich jedoch die unter 2) aufgestellte Erklärung, dass die Senkung des Turgors nicht durch Diosmose, sondern durch eine Änderung in den den Turgor bestimmenden Factoren bestehe, als die wahrscheinlichere heraus. Letztere würde evident sein, wenn sich nachweisen liesse, dass beim Liegen der Zellen in Salpeterlösungen die Plasmamembran ganz unverändert hinsichtlich ihrer diosmotischen Qualität bliebe, indem dann ja die Diosmose, falls es andere Stoffe wären als Salpeter, sowohl in Salpeterlösungen wie in Wasser vor sich gehen würde, und, wenn der diosmirende Stoff Salpeter wäre, doch in Kochsalz u. s. w. stattfände.

Andererseits ist aber nicht erwiesen, ob nicht etwa Salpeter, Kochsalz u. s. w. irgend einen Einfluss auf die diosmotischen Eigenschaften der Zelle haben. Dass daran zu denken, beweisen u. A. die Erfahrungen Nägeli's[1], nach denen aus Hefezellen das Eiweiss in alkalischen Lösungen

1) v. Nägeli, Theorie der Gährung, 1879. p. 91.

herausdiosmirt, während es dies in sauren Flüssigkeiten nicht vermag. Ähnlich, wenn auch umgekehrt, verhält es sich mit den Kohlehydraten und dem Pepsin, welche in neutralen Lösungen nicht, wohl aber in salzsaurer Lösung durch die Pflanzenzellen der Membran hindurchgehen. Ferner ist hierbei auch an Drosera, Dionaea u. s. w. zu denken, wo schon kleine Mengen stickstoffhaltiger Stoffe Secretionen erzielen. Wie nun hier positive Wirkungen erzielt werden, so sind auch negative denkbar. Drosera rotundifolia bietet auch noch ein Beispiel für die Annahme dar, dass die in der Pflanze resp. den Zellen vor sich gehenden Processe der äusseren Einwirkung von Körpern entsprechen können.

Durch mechanische Reizung der Drüsen wird nach Darwin [1]) im Zellsaft der Drüsenhaarzellen eine Anzahl kugeliger Körper ausgeschieden, welche Ausscheidung von Zelle zu Zelle sich fortpflanzt. Dieselbe Wirkung hat eine Lösung von kohlensaurem Ammonium (1 : 150 und weniger). Geköpfte Drüsenhaare, die, wenn das Köpfen schnell vor sich geht, keine Ausscheidung zeigen, in diese Lösung gebracht, lassen bald eine Ausscheidung in den an den beiden Schnittflächen grenzenden Zellen erkennen, die von diesen aus fortschreitet, während die ihrer Drüse beraubten Haare in reinem Wasser in dieser und noch längerer Zeit keine Veränderung im Zellsaft zu Tage treten lassen.

Bei dieser Gelegenheit wurde nebenbei auch untersucht, ob der Turgor in den Zellen, welche keine Zusammenballung im Zellsafte zeigten, ein anderer sei als in solchen Zellen, bei denen eine Füllung vorhanden war. Eine Verschiedenheit stellte sich jedoch nicht heraus, indem in den beiden Fällen die Zellen bei

4 % contrahirt,
3 % -
$2^1/_2$ % -
2 % nicht contrahirt waren.

Dass im Allgemeinen die Zellen im lebenden Zustande keine Stoffe an die umgebende Flüssigkeit abgeben, ist hier nicht maassgebend, denn schon die Stoffwanderung lehrt ja zweifellos, dass eine Wanderung von Baumaterial von Zelle zu Zelle stattfinden muss, wenn wir auch nicht wissen, wie diese Wanderung zu Stande kommt. Es müssen sich eben in dem lebenden Zellverbande gewisse Vorgänge abspielen, die für die diosmotischen Fähigkeiten der Stoffe bestimmend sind.

Ein Versuch, ob sich etwa in der die Gelenkzellen umgebenden Flüssigkeit Stoffe, aus den Zellen stammend, nachweisen liessen, ergab, wie zu erwarten, kein Resultat. Es wurden nämlich ca. 20 Gelenke zerschnitten und in destillirtes Wasser gelegt, nach ca. 3 Stunden abfiltrirt,

1) Darwin, Insectenfressende Pflanzen. Deutsch von Carus, 1876. p. 208 ff.

und die Flüssigkeit auf einem Uhrglase eingedampft. Eine nach dem Gewichte gleiche Menge Blattstengel wurde ebenfalls zerschnitten, in gleiche Quantität Wasser gebracht und ebenso damit verfahren.

Es zeigte sich dann in der Masse des Rückstandes nach dem Augenmaass kein merklicher Unterschied. Aus diesem Versuche lässt sich kein Schluss ziehen, zumal da man bedenken muss, dass es vielleicht nur minimale Mengen sind, die durch Diosmose auszutreten brauchen, um den Turgor herabzusetzen, und andererseits die in Rückstand gefundenen Stoffe aus den Imbibitionsflüssigkeiten der Zellwände und den einzelnen todten Zellen stammen können.

Immerhin erscheint die Diosmose unwahrscheinlich, weil dieselbe auch in den Gelenken der lebenden Pflanze möglich wäre, indem dann ein Übertritt der Stoffe in die Zellwandflüssigkeit und von da weiter stattfinden könnte, so dass endlich die osmotisch wirkenden Stoffe ganz entfernt würden. Dieses würde um so eher der Fall sein können, weil die Imbibitionsflüssigkeit im Allgemeinen salzarm ist und deshalb wohl nicht in derselben Weise auf die Zellen conservirend, d. h. die Diosmose verhindernd wirkt, eine Annahme, die freilich nicht als absolut sicher aufgestellt werden kann.

Wie wir gesehen haben, wirkt der Zucker nicht in derselben Weise auf die Zellen ein, wie der Salpeter und das Kochsalz, indem er nicht verhindert, dass der Turgor bei darauf folgender Wassereinwirkung sinkt. Es geht daraus hervor, dass die Wirkung der Salze nicht etwa blos in einer durch Wasserentziehung bewirkten Modification der Plasmamembran besteht, vielleicht in der Weise, dass die intermicellaren Räume verengt würden, sondern dass dieselbe eine bestimmten Stoffen zukommende ist. Dringt der Salpeter nicht in das Innere der in Schnitten gegebenen Zellen ein, und so weit die Erfahrungen reichen, ist dieses nicht der Fall[1]), so muss die Wirkung des Salpeters durch Contact mit der Plasmamembran erzielt werden, gleichviel welcher Art dieselbe ist. Eine Fortpflanzung dieser Wirkung in der Zelle ist immerhin möglich, ebenso wie ja auch bei Mimosa und Drosera der Reiz von Zelle zu Zelle weitergeführt wird, so dass also wohl nicht die durch die Berührung der Zelle mit Salpeter erzielte Wirkung gerade auf einer Veränderung der Plasmamembran selbst beruhen muss, welche für den Turgor der Zellen in der bezüglichen Weise wirksam wäre.

Dass Salpeter auf die Plasmamembran anders wirkt, und dieser Reiz anders fortgepflanzt wird, wie z. B. beim Zucker, ist immerhin möglich, da ja auch bei Drosera nicht alle Stoffe gleichwerthig für Erfolge freilich anderer Art wirksam sind[2]).

1) Pfeffer, Osmotische Unters. p. 177 und De Vries, Sur la perméabilité du protoplasma etc. Archiv Néerlandaises 1871. Bd. VI.

2) Darwin, Insectenfressende Pflanzen.

Vor der Hand lässt sich also nicht entscheiden, an welchem Orte sich der Vorgang, der von der Salpeter- resp. Wassereinwirknng abhängig ist, abspielt, der eine Senkung des Turgors erzeugt. Hat der Salpeter von gewisser Concentration an auf die Zellen eingewirkt (etwa 10—15 Minuten, dieselbe Zeit, die genügt, um Zellen zu contrahiren), so bleibt der Turgorzustand fixirt, und eine Senkung auf darauf folgender Wassereinwirkung hin tritt nicht mehr ein. Es lässt sich hier wohl annehmen, dass durch Salpeterwirkung in der Zelle ein Starrezustand hergestellt ist, so dass weiterhin ein Herabgehen des Turgors nicht mehr möglich ist, oder dass allmählich der vitale Zustand geschwächt wird, und Variationen wie zuvor nicht mehr eintreten können. Jedenfalls muss, wenn auch im Übrigen die Zelle lebensfähig bleibt, doch eine Änderung in der Reactionsfähigkeit, wie das Verhalten gegen Wasser lehrt, eintreten.

Der in Wasser gesunkene Turgor bleibt ebenfalls fixirt und wird nicht durch darauf folgendes Liegen in Salpeter wieder gehoben, wie aus den p. 34 mitgetheilten Versuchen hervorgeht, ebenso wie es auch nicht gelingt, den im Wasser gesunkenen Turgor durch Zusatz von Spuren von Ammoniak, Essigsäure, Salzsäure, Chloroform u. s. w. zu regeneriren. —

Nach den gefundenen Thatsachen, dass die Senkung des Turgors in Wasser eine specifische Eigenschaft solcher Organe ist, die auf Licht oder anderen Reiz hin eine Veränderung erfahren, ist es, wie schon gesagt, wohl naheliegend, einen Zusammenhang dieser Erscheinungen mit den in der lebenden Pflanze sich abspielenden Processen anzunehmen. Wir wollen in Folgendem einige Fragen, wie sich dieser Zusammenhang denken lässt, kurz ins Auge fassen, ohne dieselben entscheiden zu wollen.

Gesetzt, dass der Turgor in den Zellen der Bohnengelenke variirt, und die Senkung des Turgors im Wasser nicht von Diosmose abhängig ist, so kann man annehmen, dass der Turgor der Zellen von Pflanzen, die sich im Licht befanden, mit dem Zerschneiden der Blattgelenke in die Höhe geht, ein eben solches Verhalten, wie wir es bei Mimosa annehmen. Wir hätten dann, mögen nun die Schnitte direct in Salpeter gebracht werden oder in Wasser, zuerst einen hohen Turgor, was ja auch damit stimmt, dass bei sehr kurzem Aufenthalt der Zellen in Wasser kein Sinken des Turgors zu constatiren war. Allmählich sinkt dann der Turgor der Zellen im Wasser, vielleicht ebenso wie es der Fall ist, wenn die lebende Pflanze aus dem Dunkel ins Helle kommt. Die Möglichkeit aber, die der lebenden Pflanze gegeben ist, ihren gesunkenen Turgor zu regeneriren, ist jetzt den einzelnen Zellen im Wasser nicht mehr gegeben, es fehlt ihnen die Fähigkeit, auf ihren alten Zustand zurückzukehren, und es sind bisher keine Mittel gefunden worden, diese Fähigkeit ihnen wieder zu verschaffen. Sollte die obige Annahme bezüglich der Variation des Turgors zutreffen, so würde also Wasser ähnlich wie Licht den Turgor deprimiren.

Worin dann die specifisch conservirende Wirkung des Salpeters besteht, ist ganz unbestimmt, wie ja auch die ganze Sache an sich überhaupt unklar ist, zumal da die Frage selbst noch nicht positiv entschieden ist, ob nicht Diosmose von Stoffen die Turgorvariationen bedingt.

Nach früher angeführten Berechnungen, wo wir annahmen, dass Turgor die Spannungsänderungen in den Gelenken der Bohnenblätter bedinge, und die relativen Contractionspunkte bestimmten, die aber, wie wir sahen, durch Plasmolyse nicht gefunden wurden, entspräche dann der Turgor, den die Zellen nach einem längeren Aufenthalte in Wasser zeigen, dem Minimum der in der Pflanze erreichten Expansionskraft, und derjenige Turgor, der beim directen Behandeln mit Salpeter gefunden wird, dem Maximum. Bei der Mimosa würde das Verhältnis so sein, dass der Turgor im Wasser dem Turgor der durch Reiz veränderten Zellen entspräche. —

Dieses ist eine naheliegende Speculation, die zur näheren Prüfung auffordert. Eine andere Annahme zur Erklärung der Thatsache wäre z. B. die, dass der Turgor durch Salpeter gesteigert würde. Man müsste dann annehmen, dass die Zellen beim Zerschneiden der Gelenke auf den niedersten Turgor zurückgingen, resp. bei demselben blieben, und dass der Salpeter ähnlich wie Dunkelheit auf die Zellen einwirke, nämlich den Turgor steigere. Durch einen längeren Aufenthalt der Zellen in Wasser müsste dann die Reactionsfähigkeit gegenüber Salpeter verloren gehen. In Zuckerlösungen würde dann eine nicht so hohe Steigerung hervorgebracht, wie aus Vergleichung mit Salpeter hervorgeht, und dieser erhöhte Turgor würde nicht so wie durch Salpeter fixirt.

Immerhin ist wohl die erste Annahme verständlicher und einleuchtender als diese. —

Durch die angeführten Untersuchungen sind nun die gefundenen Thatsachen nicht definitiv zum Abschluss gebracht und erklärt worden, und es bleibt daher noch weiteren und tiefergehenden Untersuchungen vorbehalten, festzustellen, ob sich die beschriebene Erscheinung auf die hier vermutheten Gründe zurückführen lässt, oder ob noch andere Vorgänge, seien es physikalische, seien es chemische, dabei im Spiele sind.

Anhang.

Die Lösungen von verschiedenem Procentgehalt wurden aus Normallösungen durch Verdünnung hergestellt, wobei der Bequemlichkeit halber, zumal bei der Menge der Lösungen, das specifische Gewicht gleich 1 angenommen wurde. Der Fehler, der hierdurch zu Stande kommt, indem die Lösungen ein wenig höher in ihrem Procentgehalt sind als die Berechnung ergiebt, kann, abgesehen von seiner Kleinheit, schon deshalb nicht in Betracht kommen, weil es sich hier nur um Relationen handelt und nicht um absolute Grössen.

I.

Phaseolus vulgaris.

1) Von einem Exemplar wurden von ein und demselben Gelenk, dessen Zellen, direct in Salpeter gebracht, zwischen 4 und $4^1/_2$ % contrahirt waren, Querschnitte in Wasser gelegt, und die einen hell, die anderen dunkel gestellt. Nach mehrstündigem Aufenthalt im Wasser wurden dann die Querschnitte in Salpeterlösungen gebracht, und es stellte sich dann heraus, dass in beiden Fällen bei

$3^1/_2$ %
3 %
$2^1/_2$ % } sämmtliche Zellen contrahirt waren.

2) Querschnitte der Gelenke, direct in Salpeterlösung gebracht, ergaben, dass bei

$4^1/_2$ % alle Zellen contrahirt,
4 % einige – –
$3^1/_2$ % keine – –
3 % – – – waren.

Von demselben Gelenk Querschnitte während ca. 3 Stunden in Wasser und dann in Salpeterlösung gebracht, zeigten, dass bei

3 % alle Zellen contrahirt,
$2^1/_2$ % – – –
2 % einige – –
$1^1/_2$ % keine – – waren.

3) Von Querschnitten des Blattgelenkes, direct in Salpeterlösungen gelegt, waren die Zellen bei

4 % alle contrahirt,
$3^1/_2$ % – –
3 % mehrere –
$2^1/_2$ % keine –

Von demselben Gelenk Querschnitte in Wasser theils hell, theils dunkel gestellt, zeigten in beiden Fällen mit Salpeterbehandlung, dass bei

$2^1/_2$ % alle Zellen contrahirt,
2 % - - -
$1^1/_2$ % wenige - - waren.

4) Querschnitte durch das Gelenk eines in der Tagstellung befindlichen Blattes direct in Salpeter gebracht, zeigten, dass bei

4 % die Zellen contrahirt,
$3^1/_2$ % - - -
3 % - - nicht contrahirt,
$2^1/_2$ % - - - - waren.

Nach einem mehrstündigen Aufenthalt der Querschnitte desselben Gelenkes in Wasser war die Einwirkung der Salpeterlösungen so, dass bei

$2^1/_2$ %
2 % } die Zellen contrahirt waren.

5) Von einer Pflanze, die von Abends 6 Uhr bis Morgens 7 Uhr sich im Dunkeln befunden hatte, wurden Querschnitte durch das Blattgelenk theils direct, theils nach einem dreistündigen Aufenthalte in Wasser in Salpeterlösungen gelegt. Es ergab sich dann, dass die Zellen, die direct in Salpeter gelegt waren, bei

5 % contrahirt,
$4^1/_2$ % -
4 % nicht contrahirt,
$3^1/_2$ % - - wurden,

während die Zellen, die zuerst der Wasserwirkung ausgesetzt waren und dann in Salpeter kamen, bei

4 %
$3^1/_2$ %
3 %
$2^1/_2$ % } alle contrahirt waren.

Dieselbe Pflanze dann ins Helle gebracht und des Nachmittags das Gelenk des gegenüberstehenden Blattes in ganz gleicher Weise untersucht, ergab für die Zellen, die direct in Salpeterlösungen kamen, dass in

$4^1/_2$ % dieselben contrahirt,
4 % - nicht contrahirt,
$3^1/_2$ % - - - waren,

während diejenigen Zellen, die erst in Wasser gelegen hatten, durch Salpeter bei

3 %
$2^1/_2$ %
2 % } alle contrahirt waren.

II.

Phaseolus vulgaris.

1) Querschnitte eines geotropisch gekrümmten Gelenkes zeigten bei directer Behandlung mit Salpeter, dass bei

4 % die Zellen der oberen Seite sehr schwach, die der unteren Seite sehr stark contrahirt,
3½ % die der oberen Seite nicht,
– – unteren – stark,
3 % keine Zellen contrahirt waren.

Vom selben Gelenk Querschnitte zuerst mehrere Stunden in Wasser gelegt und dann in Salpeterlösungen, zeigten, dass bei

3½ %
3 %
2½ %
} alle Zellen contrahirt waren.

2) Ein anderes Exemplar der Pflanze in gleicher Weise wie vorher behandelt, ergab für die Zellen, die direct in Salpeterlösungen gebracht waren, dass bei

4½ % dieselben contrahirt,
4 % die der oberen Seite schwach,
– – unteren – stark,
3½ % – – oberen – nicht,
– – unteren – schwach,
3 % dieselben nicht contrahirt waren,

und für die Zellen, die vor der Salpetereinwirkung erst ca. 2 Stunden in Wasser gelegen hatten, dass in

2½ % dieselben contrahirt,
2 % die der oberen Seite nicht,
– – unteren – contrahirt,
1½ % dieselben nicht contrahirt waren.

3) Querschnitte eines heliotropisch gekrümmten Gelenkes, direct mit Salpeterlösungen behandelt, zeigten, dass bei

4½ % alle Zellen contrahirt,
4 % die – schwach contrahirt,
3½ % von der oberen Seite einige,
– – unteren – keine,
3 % keine Zellen contrahirt waren.

Vom selben Gelenk Querschnitte in Wasser während einiger Stunden gelegt und darauf in Salpeterlösungen, ergaben, dass bei

3 %
2½ %
} alle Zellen contrahirt,
2 % die Zellen schwach contrahirt waren.

III.

Phaseolus vulgaris.

1) Querschnitte eines Gelenkes direct in schwefelsaures Kali gebracht, ergaben, dass bei

$3^1/_2$ % alle Zellen contrahirt,
3 % mehrere – –
$2^1/_2$ % keine – –
2 % – – – waren.

Von demselben Gelenke Schnitte zuerst während mehrerer Stunden in Wasser und dann in schwefelsaures Kali gebracht, zeigten, dass bei

$2^1/_2$ %
2 %
$1^1/^2$ %
} die Zellen contrahirt waren.

2) Querschnitte durch ein Blattgelenk zeigten bei directer Behandlung von salpetersaurem Natron, dass bei

$2^1/_2$ % die Zellen contrahirt,
2 % einige – –
$1^1/_2$ % keine – – waren.

Von demselben Gelenk Schnitte zuerst in Wasser und dann in salpetersaures Natron gebracht, ergaben, dass bei

2 % alle Zellen stark contrahirt,
$1^1/_2$ % mehrere Zellen contrahirt waren.

3) Zellen von Querschnitten, welche direct in Kochsalzlösungen gelegt waren, wurden bei

2 % stark contrahirt,
$1^1/_2$ % deutlich –
1 % nicht –
$^1/_2$ % – –

Nach vorheriger Wassereinwirkung wurden Zellen von demselben Gelenke durch Kochsalz bei

$1^1/_2$ % stark contrahirt,
1 % deutlich –
$^1/_2$ % nicht –

4) Zuckerlösungen wirkten auf die Zellen der Gelenke in der Weise ein, dass bei

15 % dieselben contrahirt,
10 % einige –
$7^1/_2$ % keine – waren.

Nach vorherigem Aufenthalt der Zellen in Wasser war die Wirkung der Zuckerlösungen die, dass bei

10 % alle Zellen contrahirt,
7½ % einige - -
5 % keine - - waren.

IV.

Phaseolus vulgaris.

Querschnitte durch das Blattgelenk direct in Salpeterlösungen gebracht, ergaben, dass bei

4 % die Zellen contrahirt,
3½ % - - -
3 % einige - -
2½ % die Zellen nicht contrahirt waren.

Wurden von demselben Gelenke die Schnitte zuerst während mehrerer Stunden:

in H_2O gebr. u. dann in NO_3K, so waren bei 2½ % die Zellen contrah.,
in 0,1 % NO_3K - - - - - - - - 2½ % - - -
in 0,3 % - - - - - - - - - 2½ % - - -
in 0,5 % - - - - - - - - - 2½ % - - nicht contr.,
in 1 % - - - - - - - - - 2½ % - - - -

Befanden sich Schnitte eines Gelenkes zuerst in:

0,5 % NO_3K, dann mehrere Stunden in H_2O und dann wieder in NO_3K, so waren bei 2½ % die Zellen contrahirt,
1 % NO_3K, dann in H_2O u. dann wieder in NO_3K: bei 2½ % die Zellen contrah.,
1,5 % - - - - - - - - - - - - - - nicht contr.,
2 % - - - - - - - - - - - - - - - -
2,5 % - - - - - - - - - - - - - - - -
3 % - - - - - - - - - - 3 % - - - -

V.

Phaseolus vulgaris.

Die Zellen der Querschnitte, welche direct in Zuckerlösungen gebracht wurden, waren bei

20 % alle contrahirt,
15 % - -
10 % nicht -

Wurden von demselben Gelenk die Schnitte zuerst während mehrerer Stunden:

in H_2O gebr. u. dann in Zucker, so waren bei 10 % die Zellen contr.,
in 1 % Zucker – – – – – – – – – – – – – –
in 2 % – – – – – – – – – – – – – –
in 3 % – – – – – – – – – – – – – –
in 4 % – – – – – – – – – – – – – –
in 5 % – – – – – – – – – – – – – –

Wurden Schnitte eines Gelenkes zuerst in:

5 % Zuck., dann in H_2O u. schliessl. wied. in 10 % Zuck., so waren d. Zell. contr.,
10 % – – – – – – – – – – – – – – –
15 % – – – – – – – – – – – – – – –
20 % – – – – – – – – – – – – – – –

Ferner wurden Schnitte durch das Blattgelenk, die bei directer Prüfung in Salpeter zeigten, dass bei

4 % alle Zellen contrahirt,
$3^1/_2$ % mehrere – –
3 % keine – –
$2^1/_2$ % – – – waren,

in 10 % Zuckerlösungen gebr. und dann in NO_3K: bei $2^1/_2$ % die Zellen contr.,
in 15 % – – – – – – – $2^1/_2$ % – – –
in 20 % – – – – – – – 3 % – – stark ctr.

VI.

1. Mimosa pudica.

Schnitte durch das Blattgelenk direct in Salpeter gebracht, zeigten, dass bei

4 % alle Zellen contrahirt,
$3^1/_2$ % – – –
3 % mehrere – –
$2^1/_2$ % keine – – waren.

Vom selben Gelenk Schnitte zuerst ca. 3 Stunden in Wasser und dann in Salpeterlösungen gebracht, ergaben, dass bei

2 % alle Zellen contrahirt,
$1^1/_2$ % mehrere – – waren.

2. Acacia lophanta.

Von Querschnitten durch das Blattstielgelenk wurden bei directer Einwirkung der Salpeterlösungen bei

$3^1/_2$ % die Zellen contrahirt,
3 % - - -
$2^1/_2$ % - - nicht contrahirt,
2 % - - - -

Vom selben Gelenk die Schnitte erst nach mehrstündigem Aufenthalte in Wasser in Salpeterlösungen gebracht, ergab für die Zellen, dass dieselben bei

$2^1/_2$ %
2 % } contrahirt waren.

3. Maranta rotundifolia.

Die Zellen der Querschnitte durch das grosse Blattstielgelenk wurden bei

4 % Salpeter contrahirt,
$3^1/_2$ % - -
3 % - -
$2^1/_2$ % - nicht contrahirt.

Nach vorheriger Wassereinwirkung wurden die Zellen desselben Gelenkes bei

3 % Salpeter contrahirt,
$2^1/_2$ % - -
2 % - nicht contrahirt.

4. Cytisus laburnum.

Schnitte durch das Blattgelenk direct in Salpeterlösungen gebracht, zeigten, dass bei

4 % die Zellen contrahirt,
$3^1/_2$ % - - -
3 % - - nicht contrahirt,
$2^1/_2$ % - - - - waren,

während die Zellen der Schnitte desselben Gelenkes, die zuvor mehrere Stunden in Wasser gelegen hatten, bei

3 % contrahirt,
$2^1/_2$ % -
2 % nicht contrahirt waren.

5. Amicia zygomeris.

Querschnitte durch das Blattgelenk direct in Salpeter gebracht:

bei 3 %
$2^1/_2$ % } die Zellen nicht contrahirt.

Vom selben Gelenk Schnitte in Wasser und dann in Salpeter gebracht:

bei $2^1/_2$ % die Zellen deutlich contrahirt.

6. Phyllanthus Niruri.

Querschnitte durch das Blattstielgelenk direct in Salpeter gebracht, zeigten, dass bei

$4^1/_2$ % die Zellen contrahirt,
4 % - - schwach contrahirt,
$3^1/_2$ % - - nicht - waren.

Vom selben Gelenk Schnitte zuerst in Wasser gelegt und dann in Salpeter, ergaben, dass bei

4 % die Zellen contrahirt,
$3^1/_2$ % - - -
3 % - - nicht contrahirt waren.

Die Zellen der Blättchengelenke wurden bei directer Behandlung mit Salpeterlösungen bei

4 % contrahirt,
$3^1/_2$ % nicht contrahirt,
3 % - -

während sie nach vorheriger Wassereinwirkung bei

$3^1/_2$ % alle contrahirt,
3 % - - wurden.

VII.

1. Phaseolus vulgaris.

Längsschnitte durch das hypocotyle Glied direct in Salpeter gebracht, ergaben für die Markzellen, dass dieselben bei

2,3 % contrahirt,
2 % eben an den Ecken contrahirt,
1,8 % nicht contrahirt waren.

Schnitte aus demselben Theile der Pflanze erst in Wasser und dann in Salpeter gelegt, ergaben für die Markzellen dasselbe, nämlich dass bei

2,3 % die Zellen contrahirt,
2 % - - sehr schwach contrahirt,
1,8 % - - nicht contrahirt waren.

2. Lupinus.

Längsschnitte durch das hypocotyle Glied eines Keimlings direct in Salpeter:

bei 2,5 % die Markzellen contrahirt,
2,3 % - - sehr schwach contrahirt,
2 % - - nicht contrahirt.

Längsschnitte von derselben Stelle zuerst in Wasser und dann in Salpeter:

bei 2,5 % die Markzellen contrahirt,
2,3 % - - schwach contrahirt,
2 % - - nicht contrahirt.

3. Phaseolus vulgaris.

Längsschnitte durch den Blattstengel direct in Salpeter:

bei $2^1/_2$ % die Markzellen schwach contrahirt,
2 % - - nicht -

Längsschnitte von gleicher Stelle zuerst in Wasser und dann in Salpeter:

die Zellen bei $2^1/_2$ % schwach contrahirt,
2 % nicht -

4. Mimosa pudica.

Die Markzellen des Blattstieles bei directer Behandlung mit Salpeter:

bei 5 % contrahirt,
$4^1/_2$ % -
4 % nicht contrahirt,

während dieselben nach vorheriger Wassereinwirkung bei

5 % contrahirt,
$4^1/_2$ % -
4 % schwach contrahirt,
$3^1/_2$ % nicht - waren.

5. Acacia lophanta.

Markzellen des Blattstieles in Salpeterlösungen:

bei 4 % contrahirt,
$3^1/_2$ % sehr schwach contrahirt,
3 % nicht contrahirt.

Dasselbe Verhalten zeigen die Markzellen nach vorherigem Wasseraufenthalt, nämlich, dass dieselben bei

4 % contrahirt,
$3^1/_2$ % schwach contrahirt,
3 % nicht - sind.

6. Maranta.

Die Markzellen des Blattstieles werden durch Salpeter bei

3 % contrahirt,
$2^1/_2$ % schwach contrahirt,
2 % nicht -

Nach mehrstündigem Aufenthalt in Wasser werden dieselben durch Salpeter bei

3 % contrahirt,
$2^1/_2$ % schwach contrahirt,
2 % nicht -

III.

Der Einfluss der Schwerkraft auf das Längenwachsthum der Pflanzen.

Von

Dr. Frank Schwarz

aus Graz.

Es ist bekannt, dass die Schwerkraft richtend auf die Pflanzen einwirkt. Es wird das Wachsthum der einen Seite so lange beschleunigt, das der anderen Seite verlangsamt, bis sich das betreffende Organ in einer Gleichgewichtslage gegen die Schwere befindet, in der es geradlinig weiter wächst. Wie diese endliche Gleichgewichtslage ausfällt, ist lediglich abhängig von der Beschaffenheit resp. Reactionsfähigkeit des Organes. Wir unterscheiden[1]) demnach zwischen orthotropen und plagiotropen Pflanzentheilen, von denen die ersteren sich wieder in positiv und negativ geotropische Organe theilen.

Betrachten wir zunächst nur orthotrope Pflanzentheile, so sehen wir die Schwerkraft nur dann krümmend wirken, sobald sie unter einem Winkel die Achse dieses Organs angreift. Zahlreiche Forscher haben sich mit diesem Thema beschäftigt und ich gedenke nicht näher darauf einzugehen. Die Frage, welche ich mir stellte, war: »welchen Einfluss übt die Schwerkraft aus, wenn sie parallel der Längsachse von Stengel oder Wurzel wirkt«, und ich erlaube mir, in Nachstehendem einige Versuche zur Beantwortung derselben anzuführen.

Wir haben hier zwei Specialfälle zu unterscheiden. Erstens, die Pflanze befindet sich in der endlichen Gleichgewichtslage zur Schwere. Die Schwere wird dann, wenn sie in der Richtung der Organachse wirkt, bei den positiv geotropischen Wurzeln in der Richtung von der Basis zur Spitze, bei den negativ geotropischen Stengeln in der Richtung von der Spitze zur Basis wirken. Den Gegensatz hierzu bildet der zweite Fall, wo

---

1) Sachs, Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. Arbeiten des Würzburger Instituts. Bd. II. 1878. p. 226 ff.

die Organe um 180° gedreht sind, die Schwerkraft also gerade entgegengesetzt wirkt. Natürlich muss hier durch irgend eine andere Kraft die Krümmung, die sonst erfolgen würde, verhindert werden, um überhaupt eine Beobachtung zu ermöglichen.

Im Folgenden ist besonders der erste Theil der Frage, der auch von größerer principieller Bedeutung ist, berücksichtigt. Die Schwerkraft wirkt also in normaler Richtung.

Zwei Wege standen mir zur Lösung dieser Frage offen:

Der eine Weg war, zu untersuchen, ob die Vergrößerung der wirkenden Kraft einen Einfluss ausübe. Da man natürlich die Schwerkraft selbst nicht variiren kann, so musste ich dieselbe durch eine gleichsinnig wirkende Kraft, die Centrifugalkraft, ersetzen, die ich beliebig bis zu einer gewissen Stärke vergrößern konnte. Eine derartige Steigerung der Schwerkraftwirkung ergab, wie ich hier gleich vorausschicke, durchaus keine Veränderung im Längen- oder Dickenwachsthum. Der andere Weg war, die Pflanzenorgane horizontal zu legen und durch langsame Rotation um eine horizontale Achse die sonst erfolgenden Krümmungen zu beseitigen und so zu erreichen, dass Schwerkraftwirkung parallel der Längsachse nicht bestand. Auch diese Methode gab dasselbe Resultat: das Wachsthum blieb unverändert. Diesen beiden Versuchsreihen schloss ich eine dritte an. Es ist bekannt, dass bei der Krümmung horizontal gestellter Pflanzentheile die Ober- und Unterseite verschieden afficirt werden, während die Wachsthumsschnelligkeit der neutralen Achse nicht erheblich verändert wird. Nun erschien es möglich, dass sowohl bei Steigerung als Aufhebung der Schwerkraft dasselbe in der Längsrichtung stattfände, was sonst in transversaler Richtung vor sich geht, d. h. dass das Wachsthum in gewissen Zonen ab- und in anderen zunahm. Hielten sich Abnahme und Zunahme das Gleichgewicht, so würde trotz der Verschiebung des Wachsthummaximums in den Zonen das Gesammtwachsthum dasselbe bleiben.

Als ich meine Arbeit in Angriff nahm, lagen in der Literatur zwei Angaben vor. SACHS hatte in seinem Lehrbuche [1]) die Frage aufgeworfen, welchen Einfluss die Schwerkraft ausübe, wenn sie in der Richtung der Längsachse der Organe wirke, und dort die Vermuthung ausgesprochen, dass die Schwerkraft nur dann beschleunigend oder retardirend einwirke, wenn ihre Richtung die Längsachse des Organes unter irgend einem Winkel schneide. In einer späteren Arbeit [2]) führt SACHS diese Ansicht etwas näher aus, ohne jedoch weiter experimentell darauf einzugehen. Er erwähnt der Thatsache, dass Hauptwurzeln der Keimpflanzen von Bohnen, Eicheln und dergl., wenn man ihnen eine Neigung von 8—10°

1) Lehrbuch. 4. Aufl. p. 811.

2) Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. Würzb. Arbeiten, Bd. II (1879). p. 240.

gegen die Verticale giebt, nur äußerst langsam oder selbst niemals ihre Spitze senkrecht stellen, während sie, horizontal gelegt, ihre Spitze binnen wenigen Stunden um 80—90° abwärts krümmen.

Er sagt wörtlich a. a. O.: »Denn da die Schwerkraft überhaupt nur so lange krümmend wirkt, als sie mit der Längsachse des Sprosses einen Winkel bildet, und wie die Erfahrung lehrt, die Krümmung um so stärker ist, je mehr sich dieser Winkel einem rechten nähert, so darf man annehmen, um zu einer klaren Vorstellung zu gelangen, dass es überhaupt nur die auf die Längsachse des Sprosses rechtwinkelige Componente der Schwerkraft ist, welche hier als Wachsthum in Betracht kommt«.

Wenn dieser Satz auch vollinhaltlich für alles Wachsthum gilt, das Krümmungen zur Folge hat, so bedarf doch die Verallgemeinerung dieses Satzes, seine Gültigkeit für das Längenwachsthum überhaupt, noch des ferneren Beweises, besonders auch deshalb, weil N. J. C. Müller [1]) in einer Arbeit über diesen Gegenstand zu dem Resultate kommt, dass bei Wurzeln einer größeren äußeren Kraft eine Steigerung des Längenwachsthums entspricht. Er verglich je 5 Wurzeln von Vicia faba, von denen die einen unter dem Einfluss der Centrifugalkraft, die anderen unter dem Einfluss der einfachen Gravitation standen. Sie wuchsen im dunklen wasserdampfgesättigten Raume bei 25° C., die rotirende Scheibe machte 10 Umdrehungen per Secunde, was bei dem gegebenen Abstand der Wurzelspitze vom Centrum (40 mm) eine Centrifugalkraft von 16 g ergiebt, wenn man die Schwerkraft = g setzt. Auf einen derartigen Versuch stützt sich Müller, wenn er in seinem Handbuche der Botanik [2]) angiebt, dass durch eine Centrifugalkraft von 12 g das Wachsthum der Wurzeln um das 2,46 fache gesteigert wird.

Mit dem Wachsthum der Wurzel vergrößert sich jedoch in den eben erwähnten Versuchen auch der Abstand vom Centrum, und da die Centrifugalkraft dem Radius proportional ist, wird auch diese gesteigert. Dieser Umstand veranlasste N. J. C. Müller, eine zweite Reihe von Versuchen anzustellen. Er ließ verschieden lange Wurzeln zu gleicher Zeit auf dem rotirenden Teller wachsen und es zeigte sich dann, dass eine Wurzel, deren Spitze vom Centrum 38 mm abstand, eben so schnell wuchs, als eine Wurzel mit 65 mm Entfernung, sogar schneller, als eine von 66 mm Abstand. Letztere wuchs ungefähr gleich mit einer Wurzel, deren Spitze 43 mm vom Centrum entfernt war. N. J. C. Müller schließt nun hieraus, dass ein größerer Zuwachs in Folge des größeren Abstandes nicht zu erweisen sei. Er unterließ es dabei, eine Berechnung der Centrifugalkraft anzustellen, denn sonst hätte es ihm doch bedenklich erscheinen müssen, dass in dem einen Falle bei einer Schwerkraftwirkung von 12 g ein

1) Bot. Zeitung 1871. p. 716 ff.
2) Bd. I. 1880. p. 234.

$2^1/_2$ mal größeres Wachsthum stattfand, als bei einer Schwerkraftwirkung von 1 g, während im anderen Falle eine Wurzel (Abstand 38 mm) bei 15facher Schwerkraft schneller wuchs, als eine gleiche bei $26^1/_2$facher, und zwar diesmal unter ganz gleichen Bedingungen. Eine Wiederholung dieser Versuche war daher jedenfalls gerechtfertigt.

Zu derselben Zeit, als ich meine Untersuchungen abgeschlossen hatte, erhielt ich eine Arbeit von Fred. Elfving über denselben Gegenstand. In der botanischen Zeitung, 1881 No. 11, habe ich schon constatirt, dass ich selbständig und ohne etwas von seinen Arbeiten zu wissen, meine Resultate erlangt habe, die mit seinen Ergebnissen vollständig übereinstimmen. Elfving ließ die Pflanzen sowohl unter der Einwirkung einer großen Centrifugalkraft (bis zu 50 g) als auch bei langsamer Rotation um eine horizontale Achse wachsen. Bei den Versuchen mit schneller Rotation verwendete er ausschließlich Wurzeln von Pisum sativum, die er im feuchten Raum oder in Wasser keimen ließ; das Verhalten negativ geotropischer Organe hat er hierbei nicht berücksichtigt. Bei den anderen Versuchen (langsame Rotation) arbeitete er mit Wurzeln von Pisum und den Fruchtträgern von Phycomyces nitens, also sowohl mit positiv als mit negativ geotropischen Organen. Bei den Wurzeln verglich er den mittleren Zuwachs von je 20 Pflanzen in 24 Stunden. Eine gleiche Behandlung ließen die Fruchtträger von Phycomyces nicht zu; hier verfolgte er das Wachsthum eines einzigen Objectes und schaltete Rotationsperioden ein. Er fand auch hier, dass das Wachsthum in gleicher Weise, wie bei normal wachsenden Fruchtträgern vor sich ging. Die oben aufgeworfene Frage, ob die Geschwindigkeit des Wachsthums der einzelnen Zonen durch die Vermehrung oder Aufhebung der Schwerkraftwirkung geändert werde, hat Elfving, wie ich dies schon in der botanischen Zeitung hervorhob, nicht berührt. Dagegen verdanken wir ihm eine Reihe von Versuchen bei Inversstellung der Organe, auf die ich später zurückkommen werde.

Nach diesem kurzen historischen Überblick sei es mir gestattet, auf meine eigenen Versuche überzugehen. Die dazu nothwendigen Apparate sind nach Angabe des Herrn Professor Pfeffer gebaut und wurden mir von demselben in der liberalsten Weise zur Verfügung gestellt. Ich ergreife die Gelegenheit, ihm hierfür so wie für seinen Rath bei meiner Arbeit bestens zu danken.

Bei den Versuchen mit langsamer Rotation verwendete ich folgenden Apparat: Ein durch eine Feder getriebenes Uhrwerk ist an der Innenseite des Deckels eines rechteckigen Holzkastens befestigt. Durch den Deckel gehen zwei Stifte, die mittelst des Uhrwerkes in verschieden rasche Umdrehung versetzt werden. Die zu bewegende Achse kann auf dem einen oder anderen dieser Stifte befestigt werden. Der eine Stift, den ich ausschließlich verwendete, macht eine Drehung in 20 Minuten, der andere in 10 Minuten. Der Deckel ist um ein Charnier beweglich und kann in belie-

biger Lage festgeschraubt werden. Mittelst eines solchen Apparates kann man demnach der rotirenden Achse sowohl eine horizontale, eine verticale oder endlich eine dazwischen liegende geneigte Stellung geben, was bei dem von Sachs verwendeten Pendeluhrwerke nicht möglich war. Das freie Ende der bewegten Achse wird durch einen Stift gestützt, den man an einem Gestelle in verschiedener Höhe, der horizontalen oder schiefen Lage der Achse entsprechend, befestigen kann. Von einer Centrifugalwirkung konnte bei dieser langsamen Drehung nicht die Rede sein.

Zu den Centrifugalversuchen verwendete ich folgenden Apparat (Fig. 1). Auf einer massiven Unterlagsplatte *a* erheben sich zwei Lagerständer *b*, in

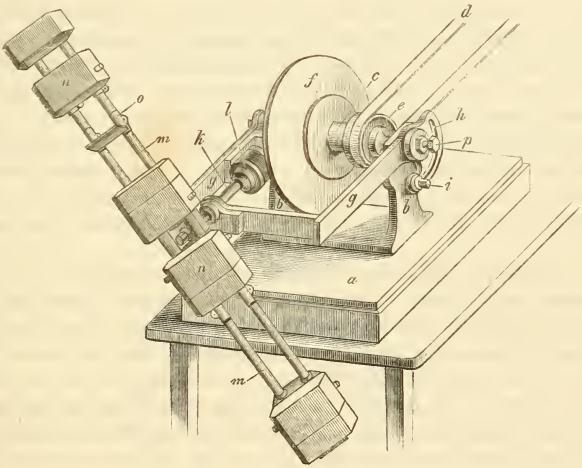


Fig. 1.

denen eine horizontale Welle *c* rotirt. Hierauf wird die Bewegung von einem Wassermotor aus durch den Riemen *d* und die Riemenscheibe *e* übertragen. Die Bewegung des Motors war eine gleichmäßige, da Zufluss und Druck des Wassers durch einen eigenen Regulator geregelt wurden. Auf *c* ist ferner eine große Frictionsscheibe *f* festgekeilt. Um die Welle *c* ist außerdem ein Rahmen *gg* beweglich. Durch den bogenförmigen Schlitz *h* und Schraube *i* kann dieser Rahmen in beliebiger Neigung zum Horizonte festgestellt werden. Derselbe trägt die Lager für die Welle *k*. Auf letzterer sind einerseits die Frictionsrolle *l*, andererseits die Holzstangen *mm* angebracht. Auf letzteren werden die Blechkasten *n* zur Aufnahme der Pflanzen im beliebigen Abstand von der Achse durch Vorstecken und Festschrauben eines starken Messinghalters *o* festgemacht. Die Frictionsrolle ist mit Leder

überzogen. Um das Verhältniss der Geschwindigkeitsübertragung nach Belieben abändern zu können, ist sie auf ihrer Welle verschiebbar. Eine Stellschraube p endlich, welche die Achse c in der Längsrichtung verschiebt, regelt die Stärke der Friction. Mittelst des beweglichen Rahmens ist es leicht, die Rotation der Blechkästen in einer verticalen oder horizontalen oder endlich einer beliebig geneigten Ebene vor sich gehen zu lassen.

Da an den erwähnten Stangen 4 Kasten zu gleicher Zeit angebracht werden konnten, so hatte ich in der gleichen Zeit bei einer bestimmten Drehgeschwindigkeit eine verschieden große Centrifugalkraft zur Verfügung, indem ja die Fliehkraft dem Radius proportional ist und ich meine Kasten in verschiedener Entfernung vom Centrum befestigen konnte. Da dieser Abstand bis zu 75 cm betrug, wurde eine ansehnliche Centrifugalwirkung schon bei mäßiger Rotationsschnelligkeit erreicht und die Centrifugalwirkung z. B. auf die Spitze der Wurzel änderte sich demgemäß nur wenig, wenn diese Spitze durch Wachsthum sich etwas vom Rotationscentrum entfernte. Die Drehungsachse lag in allen Versuchen horizontal, da wir bei verticaler Stellung eine zweifache Wirkung gehabt hätten: einerseits die normale Schwere, andererseits die Centrifugalkraft, welche, wie schon KNIGHT gezeigt, die Pflanze in die Richtung ihrer Componente stellen.

Die Pflanzen wurden nicht direct in die Blechkasten gethan, sondern sie wuchsen in Holzkasten, deren eine Wand durch eine Glasscheibe ersetzt war. Dieselben waren 17 cm hoch, $4^1/_2$ cm breit, 25 cm lang und zum Zwecke besserer Durchlüftung mit Löchern versehen. Sie wurden mit mäßig feuchten Sägespähnen gefüllt und in diese Sägespähne mit einem dünnen Stab Rillen vorgestoßen. Letztere dienten einerseits zur Aufnahme der Wurzeln, andererseits sollte auf diese Weise ein Hin- und Herbiegen der Stengel (durch das Gewicht der Cotyledonen) verhindert werden. Es war entschieden vortheilhafter, die Pflanzen in Sägespähnen wachsen zu lassen, als in Wasser oder im feuchten Raume. Die Pflanzen wachsen daselbst schneller als in den obigen Medien und halten längere Zeit aus. Der einzige Nachtheil, der speciell bei den Versuchen mit dem Centrifugalapparat an den Sägespähnen hervortreten konnte, war, dass sie, durch die Centrifugalkraft fester zusammengedrückt, den wachsenden Wurzeln einen größeren Widerstand entgegensetzen konnten. Dieser Übelstand wurde dadurch beseitigt, dass man die Sägespähne gleich anfangs fest zusammenstampfte und in den oben erwähnten Rillen Canäle schuf, in denen die Pflanzen gleichmäßig weiter wuchsen. Verwendete man bei den Versuchen nur mäßig feuchte Sägespähne, so wurde bei der Rotation nur wenig oder gar kein Wasser herausgeschleudert. Da die Pflanzen eigentlich im dampfgesättigten Raume wuchsen, war auch keine Verschiedenheit der Feuchtigkeit in den einzelnen Kasten anzunehmen.

Die Anbringung der Pflanzen hinter einer Glaswand hatte den Vortheil, dieselben zu verschiedenen Zeiten messen zu können, ohne sie aus den Sägespähnen herausnehmen zu müssen. Es wurden hierbei nicht nur die durch längeres Verweilen an der Luft bedingten Störungen im Wachsthum vermieden, sondern zu gleicher Zeit ein genaueres und besonders ein schnelles Messen ermöglicht. Bei Wurzeln wurde oberhalb der wachsenden Region ein feiner Tuschstrich angebracht und der Abstand bis zur Spitze der Wurzel gemessen. Bei Stengeltheilen musste man die ganze Länge messen und zwar von einem Striche, der den Übergang zur Wurzel markirte, aus bis zu dem Einschnitt der Cotyledonen. Das Messen geschah durch Auflegen eines in halbe Millimeter getheilten Maßstabes auf die Glaswand, und da ich mittelst einer Loupe ablas, so war eine Genauigkeit bis zu $^1/_4$ mm möglich. Das Messen von 36 Pflanzen dauerte in der Regel nicht länger als 15—20 Minuten.

Ich verwendete zu meinen Versuchen Wurzeln von Vicia faba und Pisum sativum und die hypocotylen Glieder von Helianthus annuus, Lupinus luteus, Cucurbita pepo. Diese Pflanzen wurden in Sägespähnen cultivirt. Die Stengeltheile wuchsen am Lichte, was besonders bei Helianthus von Belang war, da die Pflanze im Dunkeln ihre Cotyledonen nicht aufrichtet und man daher nicht die ganze Länge des hypocotylen Gliedes messen kann. Die Samen wurden, nachdem sie erst in Wasser gequollen waren, mit der Micropyle nach abwärts in die Sägespähne eingesetzt, damit man gerade Wurzeln resp. gerade Stengel erhielt. Schon vor Beginn des Versuches, d. h. vor der ersten Messung, ließ ich die Pflanzen längere Zeit in den Holzkasten wachsen, damit sie sich den etwa veränderten Wachsthumsbedingungen accommodiren konnten und die durch das Umsetzen hervorgerufenen Störungen ausgeglichen würden.

Will man den Einfluss einer äußeren Kraft auf das Wachsthum von Pflanzen studiren, so stehen zweierlei Methoden zur Verfügung. Vorausgesetzt, dass man alle anderen Bedingungen gleich und constant erhält, variirt man im ersten Falle die betreffende Kraft zu gleicher Zeit an verschiedenen Objecten. Da indessen die Objecte unter sich ziemlich bedeutende individuelle Ungleichheiten zeigen, ist man gezwungen, das Mittel aus einer größeren Anzahl von Individuen in Betracht zu ziehen. Der zweite Weg dagegen besteht darin, die Kraft zu verschiedenen Zeiten an demselben Objecte variiren zu lassen. Wir machen hier die Voraussetzung, dass die Pflanzen gleichmäßig weiter gewachsen wären, wenn nicht der Einfluss der zu untersuchenden Kraft hinzugetreten wäre. Letzteres ist nicht immer der Fall, und wir müssen uns erst davon überzeugen, indem wir die Pflanzen wieder in die ersten Bedingungen zurückversetzen. Bei der ersten Methode können die individuellen Verschiedenheiten so bedeutend sein, dass sie das wirkliche Resultat ganz verdecken, im zweiten Falle hat man nicht nur mit den Schwankungen, die durch

Tag- und Nachtperiode oder durch die große Periode hervorgerufen werden, zu rechnen, sondern auch mit den uncontrollirbaren sogenannten Stößen im Wachsthum. Ich fand es daher am vortheilhaftesten, beide Methoden zu vereinigen. Man konnte das erreichen, wenn man eine größere Anzahl von Pflanzen in Betracht zog, und sie abwechselnd eine Zeit lang im Rotationsapparate und in Ruhe keimen ließ, zum Vergleich aber noch Pflanzen daneben beobachtete, die immer in Ruhe wuchsen. Bei den Versuchen mit langsamer Rotation wuchsen 12 Pflanzen abwechselnd eine bestimmte Zeit lang in der normalen Lage zum Erdcentrum und eine gleiche Zeit horizontal gelegt bei langsamer Drehung, d. h. dem Einflusse der Schwerkraft entzogen. Ich konnte also an den einzelnen Individuen sehen, welche Veränderungen die Schwerkraft im Wachsthum hervorbringe. Da jedoch die Pflanzen auch in der normalen Lage verschiedene Schwankungen zeigten, so war es nothwendig, daneben 12 Pflanzen zu beobachten, bei denen die Schwerkraft immer in normaler Weise wirkte. An diesen Pflanzen ersah man, ob die Verschiedenheiten des Zuwachses in den einzelnen Perioden auf Rechnung der veränderten Schwerkraftwirkung zu setzen oder durch die Eigenthümlichkeit der Pflanzen bedingt seien. Außerdem konnte ich das Mittel aus dem Zuwachse der rotirenden 12 Pflanzen mit dem Mittel aus den 12 Pflanzen in Ruhe vergleichen. Im ersteren Falle hatte ich einen Vergleich derselben Individuen unter verschiedenen Bedingungen (d. h. mit oder ohne Schwerkraft). In dem zweiten Falle verglich ich verschiedene Individuen unter verschiedenen Bedingungen, aber zu gleicher Zeit. Ähnlich war es bei den Versuchen mit Centrifugalkraft, nur dass ich hier dreimal 12 Pflanzen in Betracht zu ziehen hatte, von denen 24 abwechselnd rotirend und in Ruhe wuchsen, 12 Stück jedoch immer in Ruhe blieben. Von den 24 Pflanzen war die eine Hälfte einer sehr großen Centrifugalkraft, die andere Hälfte einer geringen Centrifugalkraft ausgesetzt.

Was die fernere Ausführung dieser Methode anbelangt, sei hier kurz erwähnt, dass die Pflanzen immer im Dunkeln wuchsen, der Einfluss des Lichtes also gänzlich beseitigt war. Die Holzkasten, in denen immer je 6 Pflanzen wuchsen, befanden sich bei der schnellen Rotation in den Blechkasten. Die Holzkasten, in Ruhe ebenfalls in einem Blechkasten stehend, waren unmittelbar neben der rotirenden Achse aufgestellt. Der langsam rotirende Apparat stand zusammen mit den Controllpflanzen in einem Dunkelschrank. Die Temperatur wurde bei den Versuchen im Sommer durch das Öffnen einer Thür, welche auf einen kalten Gang führte, regulirt. In der kalten Jahreszeit erhielt ich die Temperatur durch einen sogenannten Regulirfüllofen auf der gleichen Höhe. Schwankungen, durch veränderte Temperatur oder Beleuchtung hervorgerufen, gab es also nicht, wohl aber hatte ich die Tagesperioden und die sogenannte große Periode zu berücksichtigen. Die Wurzeln wuchsen Tag und Nacht ziem-

lich gleichmäßig. Es stimmt dies mit den Angaben von R. Strehl [1]), der bei vollständig etiolirten Wurzeln wohl die große Periode beobachtete, die täglichen Schwankungen aber vermisste. Die große Periode der Wurzel steigt ziemlich steil an und fällt flach ab. Die Differenz zwischen den einzelnen Perioden (von 6 Stunden) ist selten sehr groß — ja, der Fall ist ziemlich häufig, wo Wurzeln während 3—4 auf einander folgender Perioden ganz gleich gewachsen sind. Die von mir verwendeten Wurzeln befanden sich bei Beginn der Versuche in dem aufsteigenden Aste der großen Periode. Später ist meist ein Herabgehen der Wachsthumsgeschwindigkeit wahrzunehmen, ein Umstand, der mit dem absteigenden Arm der großen Periode zusammenhängt. Es scheint jedoch, als ob auch die verminderte Feuchtigkeit als ein zweiter Factor dabei thätig wäre.

Bedeutender sind die Schwankungen an Stengeln. Eigentlich sollten durchweg die Perioden der Nacht ein größeres Wachsthum aufweisen, was jedoch nicht immer der Fall ist. Die Ursache mag darin zu suchen sein, dass die Pflanzen bei dem Versuche im Dunkeln wuchsen, während sie früher am Licht cultivirt worden waren. Durch diese Lichtwirkung wird eine Periodicität auf die Pflanze inducirt, die bei der nachherigen Verdunkelung nicht immer die normale Dauer einhält. Es kam dieser Umstand wenig in Betracht, da ich ja an den in Ruhe befindlichen Pflanzen eine genügende Controlle hatte. Die große Periode macht sich an den hypocotylen Gliedern weniger geltend.

Brachte die veränderte Schwerkraftwirkung irgend eine Beschleunigung oder Verlangsamung des Wachsthums hervor, so musste dies am deutlichsten an der Wachsthumscurve der zeitweise gedrehten Pflanzen hervortreten. Nehmen wir an, die Curve der normal wachsenden Pflanzen verlaufe geradlinig, so muss, wenn Centrifugalwirkung oder Horizontalstellung eingeschaltet werden, sich dies als eine Auszackung oder Einbuchtung bemerkbar machen, falls die Schwere überhaupt einen Einfluss ausübt. Das war nicht der Fall: beide Curven verliefen vollständig parallel. Eben so wenig war natürlich auch eine Veränderung zu bemerken, wenn die Curve der Pflanzen in Ruhe zackig oder ausgebuchtet war.

Außer diesen periodischen Schwankungen haben wir noch die sogenannten Stöße im Wachsthum der einzelnen Pflanzen zu berücksichtigen. Es fragte sich, welche Zeit wohl genüge, diese Stöße zu eliminiren, ohne dabei auf einen möglichst häufigen Wechsel von Schwerkraft und Centrifugalkraft verzichten zu müssen. Das Übereinstimmen der Mittelwerthe einzelner Zeitabschnitte war wesentlich von der Zahl der verglichenen Pflanzen abhängig. Ich fand, dass die Mittelwerthe von je 12 Pflanzen selbst bei kürzerer Dauer einer Versuchsperiode eine genügende Über-

1) R. Strehl, Untersuchungen über das Längenwachsthum der Wurzeln und des hypocotylen Gliedes. 1874 (Dissertation) Leipzig.

einstimmung zeigten. Da ich aber auch darauf angewiesen war, die Wirkung der Centrifugalkraft resp. Horizontalstellung an dem einzelnen Individuum zu beobachten, so erschien mindestens ein Zeitraum von 5—6 Stunden nothwendig, um die einzelnen Stöße verschwinden zu machen. Bei langsam wachsenden Pflanzentheilen war es angezeigt, die Dauer einer Periode auf 9 Stunden auszudehnen. Wie groß die Differenzen an Pflanzen sind, die unter den gleichen normalen Bedingungen wachsen, zeigt der Versuch No. 1.

Ich arbeitete nicht gleich von Anfang an nach dieser soeben besprochenen Methode, sondern versuchte es, den Einfluss der Schwerkraft durch den Vergleich zahlreicher Individuen (rotirend gegen nicht rotirend) zu bestimmen. Da ich aber in der richtigen Auswahl von gleichen Objecten noch wenig geübt war, ergaben sich nur schwankende Resultate, auf die ich kein Gewicht lege. Einzelne davon werde ich weiter unten anführen.

Bevor ich auf die einzelnen Versuche eingehe, will ich noch einige Erklärungen zu den beifolgenden Tabellen geben. Die Pflanzen sind mit Nummern belegt, von denen immer No. 1—12 sich in den äußeren Kasten der Rotationsmaschine befanden, also der größten Centrifugalkraft ausgesetzt waren, während No. 13—24 in den inneren Kasten so nahe wie möglich an der rotirenden Achse angebracht waren, d. h. unter dem Einfluss der schwächsten Centrifugalkraft, die bei einer bestimmten Drehschnelligkeit zu ermöglichen war, standen. Die Pflanzen 25—36 dienten zur Controlle und wuchsen unter dem Einfluss der gewöhnlichen Schwere. Bei den Versuchen mit langsamer Drehung bedeuten No. 37—48 die rotirenden, No. 49—60 die ruhenden Pflanzen. Die zweite Quercolumne giebt an, wie lang die Pflanzen bei Beginn des Versuches, d. h. bei der ersten Messung gewesen sind. In der ersten Längscolumne ist die Zeit der Beobachtung angegeben, in der zweiten die Temperatur, in der dritten die Anzahl der Stunden einer Beobachtungsperiode. Die vierte Rubrik giebt an, wie viel Drehungen die Achse in der Minute machte. Aus der fünften Rubrik ersehen wir die Größe der Centrifugalkraft in Bezug auf g (die normale Erdattraction) berechnet[1]). Die Zahlen in den übrigen Columnen sind die Zuwachse der Pflanzen in den einzelnen Zeitabschnitten auf Stunden reducirt. Die Zuwachse während einer Rotationsperiode sind fett gedruckt, die übrigen mit gewöhnlicher Schrift. Der Leser sieht an den

---

1) Nach der Formel $F = \frac{4\pi^2 Rm}{gT^2}$, wobei R den Radius, T die Zeit einer Umdrehung, m die Masse des bewegten Körpers bezeichnen. Letztere setzen wir gleich 1, $\frac{4\pi^2}{g} = 4 \cdot 024$ ist dann die Constante, welche mit dem Radius (in Meter ausgedrückt) multiplicirt und durch das Quadrat der Zeit einer Umdrehung (in Secunden ausgedrückt) dividirt wird.

Tabellen öfters Lücken, dies sind theils Pflanzen, an denen die Markirung verwischt war, theils Pflanzen, die sich während des Versuches gekrümmt hatten. Beide wurden aus leicht begreiflichen Gründen weggelassen.

Versuch 1. Wurzel von Vicia faba in Ruhe.

(Hierzu Tabelle 1.)

In 4 der oben beschriebenen Holzkasten wurden je 6 Keimpflanzen von Vicia faba eingesetzt, deren Wurzeln ungefähr gleich lang waren. Es wurden immer je zwei vollkommen gleich lange Wurzeln ausgesucht und so vertheilt, dass den Pflanzen im ersten Kasten jene im dritten entsprachen, die Pflanzen im zweiten Kasten jenen im vierten. Ich ging hierbei von der Voraussetzung aus, dass diese Wurzeln, welche bisher in derselben Zeit gleich lang geworden waren, auch in der Zukunft gleiches Wachsthum zeigen sollten, was sich nur theilweise bewahrheitete. Das Licht war bei dem Versuch durch einen schwarzen Pappcylinder vollständig abgehalten.

Ein Blick auf die Tabelle 1 zeigt uns, dass die Wurzeln in den ersten zwei Perioden bedeutend weniger gewachsen sind, als in den folgenden, was theils mit der großen Periode dieser Wurzeln zusammenhängt, zum großen Theil jedoch seinen Grund darin findet, dass das Wachsthum der Wurzeln beim Umsetzen Störungen erlitten hat, die noch nicht ausgeglichen sind. Wir sind daher berechtigt, von diesen zwei ersten Zeitabschnitten abzusehen.

Betrachten wir zuerst die einzelnen Pflanzen für sich, so finden wir, dass das Wachsthum in den einzelnen auf einander folgenden Perioden ziemlich bedeutend schwankt. Der Grund liegt hauptsächlich darin, dass Perioden von 3—$3^1/_2$ Stunden Dauer zu kurz sind, um die Stöße im Wachsthum auszugleichen. Nehmen wir jedoch das Mittel aus der 4. und 5. Periode einerseits, aus der 6. und 7. andererseits, d. h. das stündliche Wachsthum von $7^1/_2$ resp. 6 Stunden, so verringern sich diese Schwankungen sehr bedeutend. Ich habe in der Tabelle 1 zum Vergleich unter jene Zahlen, die bei der Beobachtung nach 3—4 Stunden erhalten sind, die Zahlen gesetzt, die ich aus längeren Perioden erhielt. Im ersteren Falle sind die Differenzen zwischen zwei auf einander folgenden Perioden viel größer, als bei längeren Zeitabschnitten. Das fiele jedoch weniger ins Gewicht, wenn wir ein regelmäßiges Auf- und Absteigen der Wachsthumscurve erkennen könnten. Dies wird jedoch bei zu kurzer Dauer der einzelnen Perioden durch die Wachsthumsstöße vollständig verdeckt, während es bei einer Beobachtung nach 6 Stunden schon ganz deutlich hervortritt. Wir sehen an unserer Tabelle ferner, wie verschieden die Wachsthumsenergie der einzelnen Pflanzen ist. Die einen wachsen gleich von Anfang an nicht so viel, wie die anderen. Für den Vergleich der einzelnen

Individuen beim Wechsel von Rotation und Ruhe kommt dieser Umstand nicht weiter in Betracht, wohl aber ist es möglich, dass durch mehrere solcher langsam wachsender Individuen die Mittelwerthe aus sämmtlichen verglichenen Pflanzen etwas alterirt werden.

Das zur Tabelle 1 gehörige Täfelchen mit den Mittelwerthen befindet sich S. 93. Wir sehen dort in der ersten Abtheilung die Mittelwerthe von je 6 Pflanzen; in der zweiten Abtheilung die Mittelwerthe von je 12 gleich langen Wurzeln. Ich konnte nun einerseits die Pflanzen aus dem ersten und zweiten Kasten mit jenen aus dem dritten und vierten Kasten vergleichen, andererseits die Pflanzen aus dem ersten und vierten Kasten mit jenen aus dem dritten und zweiten Kasten. Wir sehen, wie bei 6 Pflanzen die Mittelwerthe noch bedeutend auf- und abschwanken, während bei 12 Versuchsobjecten die größte Differenz 0,26 ist. Diese Differenz geht auf die Hälfte herab, wenn wir anstatt der kurzen dreistündigen Perioden das Mittel aus 6 Stunden nehmen (dritte Abtheilung des Täfelchens). Absichtlich habe ich bei dem Vergleich von 12 Individuen die Objecte verschieden gruppirt, und obgleich ich in jedem Falle Wurzeln verglich, die am Anfang des Versuches gleich lang waren, so erhielt ich doch verschieden große Werthe. Es ist das ein Beweis, wie viel von der zufälligen Gruppirung der Objecte abhängt, wenn man vollständig übereinstimmende Mittelwerthe erhält. Beim Vergleich der Pflanzen 1—12 mit No. 13—24 (letzte Columne) sehen wir, dass mit Ausnahme einer einzigen Periode die Pflanzen ganz gleich gewachsen sind. Setzen wir aber die Pflanzen 1—6, 19—24 den Pflanzen 13—18, 7—12 entgegen, so finden wir, dass in allen Perioden die ersteren ein größeres Wachsthum zeigen, als die letzteren, und doch sind es dieselben Pflanzen, nur in anderer Vertheilung. Hieraus folgt, dass wir auch solche Mittelwerthe vergleichen können, von denen die einen constant etwas größer sind als die anderen.

Versuch 2. Einfluss der Centrifugalkraft auf Wurzeln von Vicia faba.

(Hierzu Tabelle 2.)

Die Pflanzen wurden den 30. October Abends in die Kasten mit Sägespähnen gebracht, am 31. Nachmittags markirt und um 5^h 45 Abends zum ersten Male gemessen. Während der ersten Periode befanden sich sämmtliche Pflanzen in Ruhe, d. h. unter dem Einfluss der gewöhnlichen Schwerkraft. Während der nächsten Zeitabschnitte wurden die Pflanzen 1—24 abwechselnd der Centrifugalkraft und der normalen Schwere ausgesetzt. No. 25—36 dienten zur Controlle. Ein Blick auf die Tabelle 2 lehrt uns, dass die Wurzeln ohne Ausnahme in der zweiten Periode schneller gewachsen sind, als in der ersten. Es ist dies jedoch keineswegs durch die Einschaltung der Centrifugalkraft veranlasst, da auch die Pflanzen in Ruhe

dieselbe Beschleunigung zeigen. Bei den folgenden Perioden schwankt das Wachsthum hin und her, ohne dass wir jedoch einen Ausschlag nach einer bestimmten Seite wahrnehmen können. Einzelne Pflanzen, z. B. 10 und 14, sind gleichmäßig fortgewachsen, trotz Drehung und Centrifugalkraft. Bei einzelnen Pflanzen ist der Zuwachs während der Rotation ein etwas geringerer als während der Ruhe (z. B. 9 und 12). Dasselbe finden wir in den entsprechenden Perioden bei No. 31 der Normalpflanzen wieder. Bei No. 4 ist es gerade umgekehrt, aber auch hier finden wir unter den Normalpflanzen ein Analogon (No. 33).

Wie gering im Allgemeinen die Schwankungen sind, ersehen wir aus den Mittelwerthen einer Periode, die aus dem der Tabelle 2 beigefügten Täfelchen S. 88 zu ersehen sind. Die Wurzeln, welche der größten Centrifugalkraft ausgesetzt waren, sind bis auf die erste Periode vollkommen gleich weiter gewachsen. Ein ähnliches Bild zeigen die Pflanzen in Ruhe; die Differenz zwischen beiden erreicht nur ein einziges Mal 0.1 mm, ist sonst bedeutend geringer. Die Wurzeln in den inneren Kasten weisen gleich von Anfang an etwas größeren Zuwachs auf; da dies jedoch constant bleibt, so haben wir den Grund nicht in der Einwirkung der 3—4 fachen Schwere zu suchen, sondern in einer größeren Wachsthumsenergie der Pflanzen. Besonders stark sind No. 16 und 20 gewachsen; ließen wir dieselben weg, so stellten sich auch diese Zahlen auf das Niveau der Normalpflanzen.

Versuch 3. Einfluss der Centrifugalkraft auf Wurzeln von Vicia faba.

(Hiezu Tabelle 3.)

Die Pflanzen wurden den 26. Juli Abends eingesetzt und markirt, am nächsten Morgen zum ersten Male gemessen. Es wurden bei diesem Versuche schon etwas ältere Wurzeln genommen, deren Länge bei der ersten Ablesung 52—63 mm betrug. Wir sehen in Folge dessen, dass das Wachsthum schon in dem ersten Zeitabschnitt so groß ist, wie in den folgenden. Ein Theil der Wurzeln, No. 1, 2, 10, ferner 16, 18, 20, endlich 29, 35, steht schon anfangs im Maximum der großen Periode und wir sehen an ihnen das Wachsthum gleichmäßig abnehmen, ob nun Centrifugalkraft eingeschaltet wird oder nicht. Andere Wurzeln erreichen ihr Maximum erst in der zweiten oder dritten Periode. Nirgends wird jedoch der Verlauf der Wachsthumscurve durch die Rotation in irgend einer bestimmten Richtung ausgebuchtet.

Ebenso beweisen uns diese Mittelwerthe aus den einzelnen Zeitabschnitten (auf S. 89), dass das Wachsthum durch die Centrifugalwirkung keineswegs verändert wird, ob nun diese Kraft 20 mal oder 4 mal die einfache Schwere an Stärke übertrifft. Ein Zufall ist es zu nennen, dass bei

diesem Versuche das Wachsthum gerade in den Zeiten der Rotation besonders gut übereinstimmt, denn Differenzen von 0.03 und 0.05 mm pro Stunde sind jedenfalls durch die Individualität der Pflanzen zu erklären. Wenn die Ruheperioden weniger genau stimmen, so ist dies auf Rechnung einzelner ausnahmsweise im Wachsthum zurückgebliebener Pflanzen zu setzen. In Tabelle 3 sind dieselben eingeklammert, bei der Berechnung der Mittelwerthe jedoch berücksichtigt. Die eingeklammerten Zahlen bei unserem oben gegebenen Täfelchen der Mittelwerthe bedeuten die Werthe ohne Hinzurechnung dieser ausnahmsweise schlecht gewachsenen Pflanzen.

Versuch 4. Einwirkung der Centrifugalkraft auf das hypocotyle Glied von Helianthus annuus.

(Hiezu Tabelle 4.)

Die Pflanzen hatten Zeit, sich vom Vormittag (des 5. August) bis $5^h\ 30^m$ Abends an ihr Medium zu gewöhnen. Wir ersehen aus Tabelle 4, wie das Wachsthum in den zweiten 6 Stunden des Versuches bedeutend geringer ist, als in der ersten Periode, wo die Pflanzen in Ruhe standen. Die Verminderung findet bei allen Pflanzen in gleicher Weise statt, ob sie rotiren oder nicht, ist also nicht die Folge vermehrter Schwerkraft. In der dritten Periode steigt das Wachsthum wieder und verändert sich nur wenig im vierten Zeitraum, obgleich hier eine sinkende Tendenz vorhanden ist. Das Herabgehen des Wachsthums macht sich erst in den nächsten 6 Stunden geltend, während welcher Zeit die Pflanzen sich in Ruhe befanden. Es bleibt unverändert auch in dem folgenden Zeitabschnitte, wo die Pflanzen $9^1/_4$ Stunde rotirten, bis es wieder in der letzten Periode steigt. Überall gehen die Schwankungen gleichmäßig vor sich. Besonders lehrreich ist der Vergleich zwischen der dritten und vierten Periode einerseits, der fünften und sechsten andererseits. Hier tritt ziemlich oft der Fall ein, dass die Pflanzen trotz Wechsel von Ruhe und Rotation in demselben Maße fortgewachsen sind. Das ist nur entscheidend, wenn die Normalpflanzen dasselbe zeigen.

Mittelwerthe.

Zeit	Temperatur	Außenkasten	Innenkasten	Ruhekasten
5^h 36 ab—11^h 36 n	$19^1/_2$—20	0.86	0.75	0.86
11^h 36 n — 5^h 36 f	19 —20	**0.37**	**0.26**	0.39
5^h 36 f —11^h 36 m	$18^1/_2$—$19^1/_2$	0.59	0.56	0.65
11^h 36 m— 5^h 36 ab	19 —$21^1/_2$	**0.56**	**0.47**	0.56
5^h 36 ab—11^h 36 n	19 —20	0.43	0.35	0.43
11^h 36 n — 8^h 51 f	19 —20	**0.41**	**0.47**	0.43
8^h 51 f — 2^h 51 m	19 —21	0.91	0.90	0.98

Die Mittelwerthe aus den Zuwachslängen stimmen ziemlich genau: 0.13 mm ist die größte Differenz zwischen den entsprechenden Pe-

rioden, wenn wir alle drei Kasten vergleichen. Die Außenkasten differiren von den Ruhekasten noch weniger. Die Differenz zwischen beiden beträgt:

1. Periode 0
2. - 0.02
3. - 0.06
4. - 0
5. - 0
6. - 0.02
7. - 0.07.

Ich hoffe, diese Zahlen sprechen genügend für sich selbst.

Versuch 5. Einwirkung der Centrifugalkraft auf das hypocotyle Glied von Lupinus luteus.

(Hiezu Tabelle 5.)

Die am Lichte erzogenen Keimpflanzen wurden am 21. Juli Vormittags in die Holzkasten gebracht, darauf dunkel gestellt und am Nachmittag $4^h\ 20^m$ zum ersten Male gemessen. Leider verlangsamte sich bei einzelnen Perioden der Gang der Maschine, so dass ich gezwungen war, das Mittel aus der größten Schnelligkeit am Anfang und der geringsten Schnelligkeit am Ende der Rotationsperiode als die wirkliche Rotationsgeschwindigkeit anzunehmen. Bei den hier verwendeten Pflanzen ist das Wachsthum in der ersten $16^3/_4$stündigen Periode am größten. Von da an nimmt es bei allen Keimlingen, gleichviel ob sie rotiren oder nicht, bis zur vierten Periode ab, um in der nächsten ein zweites Maximum zu erreichen. Dabei kommt es ziemlich häufig vor, dass eine Pflanze in zwei auf einander folgenden Zeiträumen gleich viel gewachsen ist. Bei einzelnen tritt das zweite Maximum etwas früher oder später ein, ohne dass ein Einfluss der Centrifugalwirkung als die Ursache bezeichnet werden kann. Die Centrifugalkraft wirkte hier mehrmals durch längere Zeit, so 12 und 15 Stunden lang. Es änderte dies nichts am Resultate.

Zeit	Temperatur	Außenkasten	Innenkasten	Ruhekasten
4^h 20 ab—9^h 5 f	$21^1/_2$—$23^1/_2$	0.65	0.76	0.69
9^h 5 f —3^h 5 m	23 —24	**0.44**	**0.57**	0.51
3^h 5 m —9^h 5 n	$22^1/_2$—24	0.33	0.40	0.29
9^h 5 n —9^h 5 f	21 —$23^1/_2$	**0.23**	**0.34**	0.28
9^h 5 f —3^h 5 m	$20^1/_2$—$21^1/_2$	0.40	0.54	0.40
3^h 5 m —9^h 5 n	21 —23	**0.31**	**0.36**	0.27
9^h 5 n —6^h 5 f	21 —23	**0.10**	**0.16**	0.17
6^h 5 f —3^h 5 m	21 —22	0.17	0.18	0.14
3^h 5 m —9^h 5 f	21 —23	0.10	0.11	0.08

Die hier gegebenen Mittelwerthe stimmen zwar nicht so genau wie beim vorigen Versuch, sind jedoch ebenfalls brauchbar. Gleich von An-

fang an, d. h. bei $16^3/_4$ stündiger Ruheperiode, sind die Pflanzen in den Innenkasten am meisten gewachsen; diesen folgen die Normalkasten; am wenigsten wuchsen die Keimlinge der Außenkasten; obgleich die Differenzen in der Wachsthumsenergie nicht bedeutend sind, lassen sie sich dennoch in den übrigen Perioden deutlich verfolgen. Die einzige Ausnahme scheint die 6. und 7. Periode darzubieten. Vergleicht man aber die Mittel aus beiden Zeiträumen, so bleibt das ursprüngliche Verhältniss gewahrt. Die Pflanzen sind somit alle in gleicher Weise fortgewachsen.

Weitere Versuche hier tabellarisch anzuführen, wäre überflüssig, da alle dasselbe Resultat geben, das Resultat nämlich, dass durch die Einwirkung der Centrifugalkraft keinerlei Veränderungen im Wachsthume stattfinden; dies gilt sowohl für positiv als negativ geotropische Organe.

Hiermit stimmen die Zahlen überein, welche ich durch den Vergleich verschiedener Individuen bei einer größeren oder geringeren Schwerkraftwirkung erlangt habe. Da ich im Anfang noch wenig Übung in solchen physiologischen Arbeiten besaß, machten sich bei diesen einleitenden Versuchen einzelne Fehler geltend, die das Resultat zweifelhaft erscheinen ließen. Dies war um so misslicher, als es Fehler gab, die mit gesteigerter Centrifugalkraft ebenfalls größer wurden, und man so zur Anschauung geführt werden konnte, der Unterschied im Wachsthume sei durch die Einwirkung der Centrifugalkraft hervorgebracht. Ich ließ die Wurzeln anfangs ohne Rillen und in losen Sägespähnen wachsen. Da letztere durch die Fliehkraft besonders in den äußeren Kasten fester zusammengepresst wurden, fanden die Wurzeln hier einen größeren Widerstand. Außerdem wurde Wasser aus den rotirenden Kasten herausgeschleudert, was das Wachsthum ebenfalls verlangsamen musste. Dieser Fehler wirkte in geringerem Maße, sobald man nur mäßig feuchte Sägespähne nahm, beide Fehlerquellen aber wurden beseitigt, sobald ich die Pflanzen in Wasser wachsen ließ. Sollten die Keimlinge überhaupt gedeihen, so musste zu diesem Wasser Luft zutreten. Ein Umstand, der diese Versuche zum mindesten unbequem machte. Ich führe weiter unten einen derartigen Versuch an.

Da ich an meiner zuerst beschriebenen Art zu arbeiten einen guten Ersatz für diese Methode gefunden hatte, gab ich mir keine Mühe, letztere zu vervollkommnen.

Versuch 6. Wurzel von Vicia faba.

Dauer der Rotation von 12^h Mittags bis 9^h Abends. Die Temperatur schwankte zwischen 20—27° C. Die Achse des Rotationsapparates machte 200 Umdrehungen in der Minute, was für die äußeren Kasten eine 29fache, für die inneren Kasten eine $5^1/_2$fache Schwerkraftwirkung ergiebt. Die

Pflanzen wurden vor dem Einsetzen und nach dem Herausnehmen aus den Sägespähnen gemessen und zwar immer in derselben Reihenfolge. Die hier angeführten Zahlen geben die ursprüngliche Länge und den Zuwachs in Millimetern an.

Außen (29 g)		Innen ($5^1/_2$ g)		Ruhe (g	
Ursprüngl. Länge	Zuwachs	Ursprüngl. Länge	Zuwachs	Ursprüngl. Länge	Zuwachs
31	11.5	31.5	9	30	8.5
33	10.5	38	11	35	13.5
37	11	39	13	37.5	10.5
40	9.5	41	12.5	42	13
44	11	44.5	9	43	14.5
45	10	45	17	44	14
46.5	13	46	9.5	44	16
48	11	48	12	45	10
49	14.5	49	11	46	12
50	11	50.5	18	48	12.5
53	9.5	54	14	55	17
Mittl. Zuwachs	11.13		12.36		12.82

Aus dem Mittel der Zuwachse ersehen wir, dass die Pflanzen unter dem Einfluss der Centrifugalkraft um ein Geringes weniger gewachsen sind.

Versuch 7. Wurzel von Pisum sativum.

Die Centrifugalkraft war diesmal eine bedeutend geringere, indem die Achse nur 100 Umdrehungen per Minute machte. Eine kurze Zeit ging die Maschine bedeutend schneller (160 Umdrehungen), was ich nicht weiter in Rechnung bringe. Es genügte jedoch diese Unregelmäßigkeit, um aus den äußeren Kasten Wasser zu entfernen, so dass diese etwas trockener sein mussten. Dauer des Versuches von 12^h 15^m Mittags bis 2^h 15^m Mittags des nächsten Tages ($26^1/_4$ Stunden), Temperatur 16—19° C.

Außen ($7^1/_3$ g)		Innen ($4^3/_4$ g)		Ruhe (1 g)	
Ursprüngl. Länge	Zuwachs	Ursprüngl. Länge	Zuwachs	Ursprüngl. Länge	Zuwachs
29.5	13	26.5	18.5	27.	9
30	18.5	28	23	29	20.5
32	16.5	28	20	30	11.5
34	13	29	13	30	14.5
35	20.5	33	12.5	32.5	15.5
36	20	34	21	33.5	24

Außen ($7^1/_3$ g)		Innen ($1^3/_4$ g)		Ruhe (1 g)	
Ursprüngl. Länge	Zuwachs	Ursprüngl. Länge	Zuwachs	Ursprüngl. Länge	Zuwachs
36	19	35	22	34	20
36	22	36	23	35	21
37.5	11	37	23.5	35	24
38	10.5	38	16.5	37	20
39	16.5	40	20.5	37	19
42	18	40	21.5	43	21.5
Mittl. Zuwachs	16.54	42.5	15	Mittl. Zuw.	18.37
		Mittl. Zuw.	19.23		

Das geringste Wachsthum ist wieder in den Außenkasten. Diesen folgen die Ruhekasten, das größte Wachsthum ist in den inneren Kasten.

Versuch 8. Wurzel von Vicia faba.

Dauer des Versuches von 7^h Abends bis 3^h 15 Nachmittags des nächsten Tages ($20^1/_4$ Stunden), Temperatur 16—24° C.; 160 Drehungen per Minute. In einem äußeren, inneren und Ruhekasten befinden sich je 7 Pflanzen, welche unter einander verglichen werden; in den anderen Kasten je 12 Pflanzen, die jedoch bei Beginn des Versuches etwas kürzer waren als die der ersten Serie.

I. Serie.

Äußere Kasten (16 g)		Innere Kasten (3 g)		Ruhekasten (g)	
Ursprüngl. Länge	Zuwachs	Ursprüngl. Länge	Zuwachs	Ursprüngl. Länge	Zuwachs
54	24	38.5	18	47.5	24
55	25	42	25.5	54.5	22.5
56	20	47	19.5	56	22
56	24	53	26	60	22
59	23	54	31	61	21
61	17	56.5	33	62	19
Mittl. Zuwachs	22.16	62	21		21.75
			24.85		

II. Serie.

Äußere Kasten (16 g)		Innere Kasten (3 g)		Ruhekasten (g)	
Ursprüngl. Länge	Zuwachs	Ursprüngl. Länge	Zuwachs	Ursprüngl. Länge	Zuwachs
13.5	16.5	11.5	11	13	20
15.5	13.5	15	20	14.5	18
15.5	21.5	16	24	15.5	15.5

Äußere Kasten (16 g)		Innere Kasten (3 g)		Ruhekasten (g)	
Ursprüngl. Länge	Zuwachs	Ursprüngl. Länge	Zuwachs	Ursprüngl. Länge	Zuwachs
17	13.5	16	16.5	15.5	18.5
17	15.5	16	25	15.5	18.5
17.5	21.5	17	19	16	16
18	17	17.5	21	17	18.5
18	15.5	18	23	19	18.5
19.5	20	18.5	14.5	21	17
21.5	22.5	21.5	20.5	21.5	19
22.5	17.5	22	25	22	19
24.5	21	23.5	19	24	21.5
Mittl. Zuwachs	17.79 mm		19.87		19.26

In der ersten Serie ist das geringste mittlere Wachsthum bei den Pflanzen in Ruhe. Etwas größer ist das Wachsthum unter dem Einfluss einer 16 fachen Schwerkraft; am meisten sind die Pflanzen in den inneren Kasten gewachsen. Bei der zweiten Serie sind die Pflanzen unter dreifacher Schwerkraft wiederum am stärksten gewachsen, diesen zunächst stehen die Pflanzen in Ruhe und diesen folgen die Pflanzen der äußeren Kasten. Die beiden Serien unter einander verglichen, ergeben ein ziemlich bedeutendes Plus für die erste Serie, was auch natürlich ist, da hier die Wurzeln bei Beginn des Versuches schon länger, d. h. dem Maximum der großen Periode schon näher waren. Es wird uns aus diesem Versuche klar, wie viel darauf ankommt, nur gleich lange Wurzeln zu verwenden, ein Umstand, dem ich bei diesen Versuchen nicht immer Rechnung getragen habe.

Versuch 9. Wurzel von Vicia faba in Wasser.

Die Pflanzen befanden sich jede einzeln in weiten Eprouvetten, die durch dünne, mit kleinen Löchern versehene Korke verschlossen wurden. Die Cotyledonen befanden sich in einem feuchten Raum, die Wurzeln in Wasser. Leider lief bei einigen Pflanzen beim Einsetzen das Wasser aus, andere waren fast gar nicht gewachsen. Dauer des Versuches vom 24. Juni 1^h 45 Mittags bis zum 25. Juni 1^h 45 Mittags (24 Stunden). Temperatur 18—21° C. Die Achse machte 140 Umdrehungen in der Minute.

Äußere Kasten (14½ g)		Innere Kasten (3 g)		Ruhe (g)	
Ursprüngl. Länge	Zuwachs	Ursprüngl. Länge	Zuwachs	Ursprüngl. Länge	Zuwachs
30	21.5	30	16	29	20.5
34	13	29.5	21.5	32	19
35.5	21	36.5	17.5	38	18
38	21	38	23	42	18

Äußere Kasten (141/2 g)		Innere Kasten (3 g		Ruhe (g)	
Ursprüngl.		Ursprüngl.		Ursprüngl.	
Länge	Zuwachs	Länge	Zuwachs	Länge	Zuwachs
41	23	39.5	21.5	41	21
41.5	21.5	40	13.5		19.30
42.5	19	41	21		
	20.00	43	15.5		
			18.79		

Wir sehen, wie die Pflanzen ungefähr gleich gewachsen sind, wenn auch die geringe Zahl der Pflanzen keine besondere Sicherheit des Resultates gewährt. —

Ich komme nun dazu, das Wachsthum der Pflanzen zu untersuchen, die dem Einfluss der Schwere gänzlich entzogen sind, oder präciser ausgedrückt, indem ich die horizontal gelegten Pflanzen um eine horizontale Achse langsam rotiren ließ, wurde der Zug der Schwere in der Richtung des betreffenden Organes ganz aufgehoben. Da ich am Schluss meiner Arbeit ohnehin eine Kritik von Resultaten und Methoden gebe, sei es mir gestattet, gleich zu meinen Versuchen überzugehen.

Versuch 10. Aufhebung der Schwerkraftwirkung an Wurzeln von Vicia faba.

(Hierzu Tabelle 6.)

Die Pflanzen wurden am 30. October Abends in die Kasten gethan, am nächsten Morgen markirt und $11^h\ 15^m$ zum ersten Male gemessen. Wenn sich auch verhältnissmäßig viele Pflanzen krümmten, so wuchs die Mehrzahl doch recht regelmäßig, weshalb ich auch diesen Versuch hier anführen darf. In dem ersten Zeitabschnitte sind die Pflanzen bedeutend weniger gewachsen, als im zweiten. In der dritten Periode kommt sowohl ein weiteres Steigen, als ein Fallen des Wachsthums vor. In der vierten Periode bleibt das Wachsthum auf derselben Höhe. Es ist deshalb dieser Zeitabschnitt besonders dazu geeignet, zu zeigen, wie durch das Einschalten der Horizontalstellung keinerlei Veränderungen stattfinden. In der folgenden Periode fällt das Wachsthum gleichmäßig ab. Da wir in allen Schwankungen, welche die zeitweise rotirenden Pflanzen zeigen, nur das getreue Abbild der Normalpflanzen finden, so ist es klar, dass die Schwerkraft in diesem Falle ohne Wirkung ist. Dasselbe zeigen die Mittelwerthe, die ebenfalls sehr gut stimmen.

Zeit	Temperatur	Rotirende Kasten	Ruhekasten
$11^h\ 15$ m — $5^h\ 15$ ab	23 —24	0.90	0.90
$5^h\ 15$ ab—$12^h\ 15$ n	23 —$24^1/_2$	**1.50**	1.48
$12^h\ 15$ n — $6^h\ 15$ f	$23^1/_2$—25	1.42	1.52
$6^h\ 15$ f —$12^h\ 15$ m	$22^1/_2$—$24^1/_2$	**1.43**	1.46
$12^h\ 15$ m — $6^h\ 15$ ab	$22^1/_2$—$24^1/_2$	1.25	1.26

Versuch 11. Aufhebung der Schwerkraftwirkung an Wurzeln von Vicia faba.

(Hiezu Tabelle 7.)

Da die Pflanzen nur kürzere Zeit (vom Vormittag bis Nachmittag) in den Kasten gekeimt hatten, bevor sie gemessen wurden, so sind die Differenzen zwischen der ersten und zweiten Periode ziemlich groß und unregelmäßig. In den übrigen Zeitabschnitten verhalten sich rotirende und nicht rotirende Pflanzen vollkommen gleich. Die dritte Periode weist eine Senkung der Wachsthumscurve auf, die jedoch in der vierten und fünften Periode wieder ausgeglichen wird. In dem letzten und vorletzten Zeitabschnitte wachsen die Pflanzen entweder gleichmäßig fort oder ihr Wachsthum verlangsamt sich etwas.

Zeit	Temperatur	Rotirende Kasten	Ruhekasten
4^h 30 ab—10^h 30 n	$22^1/_2$—24	1.30	1.36
10^h 30 n — 4^h 30 f	21 —23	**1.24**	1.32
4^h 30 f —10^h 30 m	21 —$22^1/_2$	1.14	1.14
10^h 30 m— 4^h 30 ab.	22 —23	**1.31**	1.23
4^h 30 ab—10^h 30 n	22 —23	1.36	1.36
10^h 30 n — 7^h 30 f	$21^1/_2$—23	**1.26**	1.22
7^h 30 f — 1^h 30 m	$21^1/_2$—24	1.10	1.15
Mittl. Gesammtwachsthum		1.24	1.25

Was die Mittelwerthe aus den einzelnen Zeiträumen anbelangt, sehen wir, wie bei der ersten Einschaltung der Drehung die rotirenden Pflanzen um ein Geringes (0.08 mm pro Stunde) weniger, die übrigen beiden Male aber etwas schneller gewachsen sind. Nimmt man das Mittel aus sämmtlichen Perioden, so stimmen die Zahlen für zeitweise rotirende Pflanzen mit denen der ruhenden vollständig überein.

Versuch 12. Aufhebung der Schwerkraftwirkung an Stengeln von Lupinus luteus.

(Hiezu Tabelle 8.)

Ich pflanzte die Keimlinge am 6. November um 3^h Nachmittags in die Kasten, um sie Nachts 10^h 45^m zum ersten Male zu messen. Die Temperatur war anfangs etwas unregelmäßig. Die Sägespähne ziemlich feucht. Dieser Versuch hat besonderen Werth, weil die Wachsthumscurve jeder einzelnen Pflanze genau mit der Curve übereinstimmt, die uns durch die Mittelwerthe gegeben ist. Ausnahmen davon stehen nur vereinzelt da. Das erste Maximum liegt in der dritten Periode, von wo aus die Curve abfällt bis zur fünften Periode. Im sechsten Zeitraum (9 Stunden dauernd) ist eine Steigerung zu bemerken, die jedoch gleich wieder einer Verminderung des Wachsthums Platz macht. Die Zeit der Rotation fällt das eine Mal in

den aufsteigenden, das andere Mal in den absteigenden Arm der Curve, ohne irgend eine Änderung hervorzubringen.

Zeit	Temperatur	Rotirende Kasten	Ruhe-kasten
10^h 45 n — 4^h 45 f	$22^1/_2$—27	0.31	0.36
4^h 45 f —10^h 45 m	$23^1/_2$—$25^1/_2$	**0.41**	0.44
10^h 45 m— 4^h 45 ab	$23^1/_2$—$24^1/_2$	0.51	0.67
4^h 45 ab—10^h 45 n	$22^1/_2$—24	**0.35**	0.39
10^h 45 n — 7^h 45 f	23 —24	0.22	0.27
7^h 45 f — 4^h 45 ab	23 —24	**0.33**	0.36
4^h 45 ab—12^h 45 n	23 —24	0.20	0.25

Die Mittelwerthe stimmen auch insofern überein, als die Normalpflanzen immer um etwas schneller gewachsen sind, als die anderen. Da dieses Verhältniss sich durch die Aufhebung der Schwere nicht ändert, so sind die Zahlen eben so beweisend, als ob sie vollkommen gleich wären. — Das Resultat dieser Versuche ist also wiederum: die Aufhebung der Schwerkraft hat keinen Einfluss auf das Längenwachsthum.

Ich schließe wiederum jene Versuche an, wo die Größe des Zuwachses in einem einzigen längeren Zeitraume bestimmt wurde. Die Pflanzen wurden vor dem Einsetzen und nach dem Herausnehmen aus den Holzkasten gemessen.

Versuch 13. Wurzel von Pisum sativum.

Dauer des Versuches von 5^h 15^m Abends (des 29. Juni) bis 2^h 30^m Mittags des nächsten Tages ($21^1/_4$ Stunden). Temperatur 20—21° C.

Horizontal gelegt		Vertical	
Ursprüngl. Länge	Zuwachs	Ursprüngl. Länge	Zuwachs
37	22	47	19
40	21	47	23
45	22	49	19
46	25.5	49	24
48	21	51	21
49	22	53	24
49	22	Mittl. Zuw.	21.66
51	21		
Mittlerer Zuwachs	22.06		

Die Differenz zwischen den Mittelwerthen ist so gering, dass man sich veranlasst sieht, das Wachsthum als gleich anzunehmen. Differenzen in Feuchtigkeit und Widerstand der Sägespähne sind in diesem Falle nicht vorhanden.

Versuch 14. Wurzel von Vicia faba.

Der Versuch wurde in derselben Art wie der vorige angestellt. Beginn der langsamen Rotation Samstag 4^h 45 Abends, Ende Montag 10^h 15 ($41\frac{1}{2}$ Stunde). Die Temperatur schwankte zwischen 14.5—17° C.

Horizontal gelegt		Vertical	
Ursprüngl. Länge	Zuwachs	Ursprüngl. Länge	Zuwachs
24	29.5	17	24
25	27	21	17.5
26	28	26	14.5
27	33.5	28	31.5
29	27	30	27
33.5	28.5	31.5	35.5
33.5	27.5	32	18
34.5	31.5	33.5	34
36	26	34	29.5
39	24.5	35	35.5
39	31.5	39	36
41	23.5	40	28
42	38	41	32
43.5	31.5	42	38
55	25.5	43.5	33.5
Mittlerer Zuwachs	28.86 mm	52	35
			29.37 mm

Wir sehen dasselbe Resultat wie beim vorigen Versuch, nämlich dass das Wachsthum sich nicht ändert. War beim vorigen Versuch ein kleines Plus im Wachsthum der horizontal gelegten Wurzeln zu bemerken, so finden wir dies jetzt bei den vertical stehenden. Die Differenzen kommen also auf Rechnung individueller Verschiedenheiten.

Versuch 15. Stengel von Lupinus luteus.

Je 11 Pflanzen wurden gemessen und in Sägespähne eingesetzt. Sowohl bei den horizontal gelegten, als bei den vertical stehenden Wurzeln waren je zwei Stück zu Grunde gegangen. Dauer des Versuches vom 1. Juli 10^h 30^m Vormittags bis 2. Juli 4^h Nachmittags ($29\frac{1}{2}$ Stunde). Temperatur 21—$22\frac{1}{2}$° C.

Horizontal gelegt		Vertical	
Ursprüngl. Länge	Zuwachs	Ursprüngl. Länge	Zuwachs
24	18	25	20
27.5	14.5	26	15
29	23	26.5	19.5
29.5	13.5	29	18
31	15	29	20
31	22	31	16
32	20	32	13
34	12	32	15
35.5	15.5	33	16
	17.05		17.05

Diese vollständige Übereinstimmung ist Zufall. Sie zeigt aber doch, wie der Zug der Schwerkraft keinerlei Hemmung am Stengel hervorbringt.

Ich komme nun zu der letzten Reihe von Versuchen, welche zeigen, dass nicht nur das Gesammtwachsthum der Pflanzen trotz Centrifugalkraft und Horizontalstellung dasselbe bleibt, sondern dass auch in den einzelnen wachsenden Zonen durch die verschiedene Schwerkraftwirkung keinerlei Veränderungen hervorgerufen werden. Wenn man Wurzeln horizontal legt, so wächst vermöge der Schwerkraft die Oberseite schneller, die Unterseite langsamer, d. h. wenn wir uns die Pflanze in horizontal liegende Längsschichten zerlegt denken, so wird das Wachsthum der oberen Schichten im Vergleich zu den unteren bedeutend begünstigt. Wirkt nun die Schwere nicht in transversaler Richtung, sondern in der Richtung der Organachse, d. i. in longitudinaler Richtung, so können wir uns vorstellen, dass das Wachsthum der einzelnen Querschichten (Zonen) in gleicher Weise beeinflusst würde. Dem positiven Geotropismus der Wurzeln entsprechend, müsste bei vermehrter Schwerkraftwirkung das Wachsthum der oberen Zonen vermehrt, das der unteren Zonen vermindert werden; die unmittelbare Folge davon wäre, dass durch dieses Plus im Wachsthum das Wachsthumsmaximum in eine andere Zone gerückt würde. Auch der Fall wäre denkbar, dass die oberen Zonen längere Zeit noch fortwachsen würden und somit die ganze wachsende Zone sich verlängerte. Bei den negativ geotropischen Stengeln mussten umgekehrt die unteren Zonen im Wachsthum begünstigt werden. Trotz dieser Verschiebung des Wachsthums konnte das Gesammtwachsthum gleich bleiben, sobald sich die Abnahme und Zunahme in den einzelnen Zonen ausglichen.

War durch die einfache Schwere ein Gleichgewichtszustand geschaffen, der sich darin aussprach, dass in einer bestimmten Zone das Maximum des Wachsthums lag, so musste sich auch durch die Aufhebung oder Vermehrung der Schwere eine Änderung kundgeben. Nichts von

diesem trat ein. Das Zonenwachsthum blieb trotz Centrifugalkraft und Horizontalstellung dasselbe. Am deutlichsten konnte man dieses Resultat an den Wurzeln erkennen, da hier die wachsende Region ziemlich scharf abgeschlossen, das Maximum leicht und bestimmt zu erkennen ist. Bei den hypocotylen Gliedern von Helianthus, Lupinus u. s. w. wächst in der ersten Zeit die ganze Länge des Organes, und auch später ist die wachsende Strecke ziemlich ausgedehnt. Ich lege daher das Hauptgewicht auf die Versuche mit Wurzeln.

Stengel und Wurzeln wuchsen unter denselben Bedingungen, in den gleichen Kasten wie bei früheren Versuchen. Die Wurzeln wurden mit Hinweglassung der Wurzelhaube in der Länge von 2 cm durch Tuschstriche in Zonen von je 1 mm getheilt, die in den betreffenden Tabellen mit 1 bezeichnete Zone ist die der Spitze zugewendete. Bei den hypocotylen Gliedern von Cucurbita pepo wurde die ganze Länge in Zonen von je 2 mm eingetheilt. Zone I ist die am Einschnitte der Cotyledonen gelegene. Die Zahlen in den Tabellen geben die Länge einer einzelnen Zone nach dem Ablauf der bestimmten Zeit an.

Versuch 16. Einwirkung der Centrifugalkraft auf Wurzeln von Vicia faba (Zonen).

(Hiezu Tabelle 9.)

Das Markiren von Wurzeln dauerte von $^1/_2$10—$^1/_2$11 Uhr Vormittags, um welche Zeit die Rotationsmaschine mit den Kasten in Gang gesetzt wurde. Sie machte 156 Umdrehungen in der Minute, was für die äußeren Kasten einer 18fachen, für die inneren Kasten einer $3^1/_2$fachen Schwerkraft entspricht. Temperatur während des Versuches 23—24° C.

Wie wir aus der Tabelle 9 entnehmen, liegt bei sämmtlichen Pflanzen das Wachsthumsmaximum zwischen der 4. und 5. Zone. Dasselbe ergiebt sich, wenn wir die Summen von je 6 zusammengehörigen Pflanzen vergleichen. Das Wachsthum reicht in allen Fällen bis zur 10. Zone und nimmt in den letzten Zonen ungefähr gleichmäßig ab.

Versuch 17. Einwirkung der Centrifugalkraft auf Wurzeln von Vicia faba (Zonen).

(Hiezu Tabelle 10.)

Dieser Versuch bot ganz dieselben Resultate, wie der vorige. Die Pflanzen waren schon am Tage, bevor sie markirt wurden, in die Kasten gethan. Das Markiren dauerte von 9^h 15—10^h Vormittags, und zwar geschah dies in der Reihenfolge, dass ich immer je eine Pflanze aus jedem Kasten nahm, so No. 1, 13, 25, 2, 14, 26 u. s. w. Die Maschine war im Gang von 10^h früh bis 4^h 15 Nachmittags. Temperatur 23—24° C. Da von den

Pflanzen in den inneren Kasten eine zu Grunde ging, musste, um zu einem Vergleich zu kommen, bei der Summirung der Zuwachse angenommen werden, die sechste Pflanze sei ebenso wie die fünf anderen gewachsen.

Versuch 18. Einwirkung der Centrifugalkraft auf Stengel von Cucurbita pepo (Zonen).

(Hiezu Tabelle 11.)

Die Pflanzen wurden am 31. Januar Morgens eingesetzt, am 1. Februar (von 9^h 15^m Morgens bis 10^h 15^m) in Zonen getheilt und dann in den Rotationsapparat gethan, der 152 Drehungen in der Minute machte. Es ergab das für die äußeren Kasten eine Schwerkraftwirkung von $17^1/_2$ g, für die inneren Kasten von $3^1/_2$ g. Die Rotation dauerte bis zum 2. Februar 4^h 20 Nachmittags ($29^3/_4$ Stunden). Temperatur 23—27° C.

Leider war das Gesammtwachsthum bei den Pflanzen in Ruhe etwas stärker, als bei den rotirenden Pflanzen. Der Grund hievon war, dass ich zu dem Versuche, um das Wachsthum zu beschleunigen, zu feuchte Sägespähne nahm und in Folge dessen besonders aus den Außenkasten viel Wasser ausgetrieben wurde. Da es sich jedoch nicht um das Gesammtwachsthum handelte, sondern um Zonen, die ganz gut stimmten, so ist auch dieser Versuch verwendbar. Dass bei dem stärkeren Wachsthum das Maximum in einzelnen Fällen in der zweiten, statt in der dritten Zone erscheint, liegt in der Natur der Sache.

Versuch 19. Einwirkung der Horizontalstellung auf Wurzeln von Vicia faba (Zonen).

(Hiezu Tabelle 12.)

Die Pflanzen wurden am 17. Januar Vormittags in die Kasten gethan, am nächsten Tage markirt und sodann der langsamen Rotation unterworfen. Dauer des Versuches bis 6^h 20 Abends, Temperatur 19—21° C. Der Rotationsapparat blieb einmal kurze Zeit stehen, die Pflanzen zeigten jedoch keine Krümmungen. Bei den Pflanzen No. 50 und 54 waren die unteren Tuschstriche verwischt. Sie mussten daher bei der Berechnung der Summe weggelassen werden. Das Maximum liegt sowohl bei rotirenden, als bei nicht rotirenden Pflanzen in der 5. Periode. Ausnahmen davon sind ganz vereinzelt. Die Summe aus sämmtlichen Pflanzen stimmt mit dieser Thatsache vollständig überein.

Versuch 20. Einfluss der Horizontalstellung auf Wurzeln von Vicia faba (Zonen).

(Hiezu Tabelle 13).

Die Pflanzen wurden den 14. Januar (Abends) eingesetzt, am 15. von 11^h 15^m—11^h 55^m Mittags markirt. No. 37—42 wuchsen horizontal,

No. 49—54 unter normalen Bedingungen bis 9^h 30 Abends. Temperatur 19—21° C. Das Maximum des Wachsthums schwankt zwischen der 4. und 5. Zone, durch die Horizontalstellung keine Veränderung.

Versuch 21. Einfluss der Horizontalstellung auf das hypocotyle Glied von Cucurbita pepo (Zonen).

(Hiezu Tabelle 14.)

Das Umsetzen der Pflanzen in die Kasten erfolgte am 24. Januar Vormittags, die Eintheilung des Stengels in Zonen von je 2 mm ging am nächsten Tage vor sich (9^h 50—10^h 50 Vormittags). Dauer des Versuches $30^3/_4$ Stunden. Temperatur 18—$24^1/_2$° C. Die erste Zone ist meistens weniger gewachsen, als die nächsten zwei oder drei, die ungefähr gleiches Wachsthum zeigen. Die wachsende Zone ist sehr ausgedehnt und geht allmählich in die ausgewachsenen Theile über. Eine Verschiedenheit, die auf die Schwerkraftwirkung zurückgeführt werden könnte, ist nicht zu bemerken.

Das Resultat der eben beschriebenen Versuche ist also: die Geschwindigkeit des Wachsthums in den einzelnen Zonen wird durch den Einfluss der Schwere nicht geändert.

Erklärungen und Schlussfolgerungen aus den Versuchen.

Wenn wir den Einfluss der Schwerkraft auf die Pflanze betrachten, so wird uns klar, dass dieselbe eine zweifache Wirkung haben muss. Erstens wirkt das Gewicht der Pflanze, welches einen Zug ausübt, der als statisches Moment in Betracht kommt. Zweitens wirkt die Schwere als auslösende Kraft, indem sie Wachsthumsvorgänge hervorruft und Spannkräfte, die in der Pflanze vorhanden sind, in Thätigkeit versetzt. Die daraus entstehenden Leistungen sind ansehnlich genug, um ziemlich bedeutende Lasten zu heben. Bekanntlich wird ja vielfach ein horizontal gelegter Stengel wieder aufgerichtet und die Wurzel dringt ein in Quecksilber, in die Erde, und diese Bewegungen kommen auch dann noch zu Stande, wenn ein gewisses Gewicht entgegenwirkt. Wenn die ausgelöste Wirkung auch verhältnissmäßig sehr groß ist im Vergleich zu der geringen auslösenden Wirkung, so vermag dieser Geotropismus doch nur eine bestimmte Arbeit zu leisten. Wir können einen Stengeltheil so belasten, dass er nicht nur nicht aufwärts, sondern sogar abwärts wächst, und auch die Wurzel kann in ein zu hartes Substrat nicht eindringen. Bei manchen Pflanzentheilen kommt noch der Umstand in Betracht, dass dieselben nicht die genügende Festigkeit besitzen, um sich aufrecht zu er-

halten. Dies ist z. B. bei den Windepflanzen der Fall, die ohne Stütze sich nicht aufrecht erhalten können. Hier übersteigt das Gewicht der Pflanze ihre geotropische Kraft. Solche durch das Eigengewicht hervorgerufene Krümmungen können durch das fernere Wachsthum fixirt werden.

Stellen wir nun die Pflanze unter den Einfluss der Centrifugalkraft, so haben wir ebenfalls eine doppelte Wirkung. Erstens bringt das Eigengewicht einen stärkeren Zug hervor, zweitens wird die auslösende Wirkung gesteigert. Der Zug des Eigengewichtes steigt mit der Schwere, während die Steigerung der auslösenden Wirkung der gesteigerten Schwerkraftwirkung keineswegs proportional sein muss. In welchem Verhältnisse letztere zu einander stehen, ist unbekannt. Die Stellung, welche ein Pflanzentheil bei der Centrifugalkraft annimmt, wird die Resultante sein aus dem gesteigerten Eigengewicht und der in einem anderen Verhältniss gewachsenen geotropischen Kraft. Bei dem Anhängen von Gewichten an den Stengel wird das wirksame statische Moment ebenfalls erhöht, aber der Unterschied von der Centrifugalwirkung besteht darin, dass die auslösende Kraft dieselbe bleibt. Demgemäß ist eine größere geotropische Kraft thätig, wenn ein bestimmtes statisches Moment durch die Centrifugalwirkung erzielt, als wenn die gleiche Zugkraft durch Anhängen eines Gewichtes erreicht wird. In Folge dessen wird die geotropische Aufwärtskrümmung in letzterem Falle mit größerer Intensität angestrebt.

Zur Bestätigung des hier Gesagten kann ich folgenden Versuch anführen. Lupinenkeimlinge, deren Cotyledonen bekanntlich sehr groß sind, wurden so in den Centrifugalapparat eingesetzt, dass sie senkrecht auf dem Rotationsradius standen. Das Gewicht eines Cotyledonenpaares betrug 0.28 gr (Mittel aus 4 Pflanzen). Hierzu ist zu rechnen das Gewicht des über dem Boden erhobenen Stengelstückes, das in seiner ganzen Länge 0.29 gr ausmachte. Wollte man nun die auf den Stengel wirkende Last berechnen, so sind diese Zahlen mit der Größe der Centrifugalkraft (in diesem Falle 31 g) zu multipliciren. Der durch die Cotyledonen ausgeübte Zug, welcher dem Aufrichten des Stengels entgegenwirkte, betrug also 8.68 gr, die am Ende des hypocotylen Gliedes wirkten, das ferner noch durch die bezüglichen, aus dem Gewichte des Stengelgliedes entspringenden statischen Momente abwärts gebogen wurde. Der Erfolg war, dass sich sämmtliche Stengel nach neunstündiger Dauer des Versuches gegen die Rotationsachse gekrümmt hatten. Vermehrte ich nun in gleicher Weise das Gewicht der Cotyledonen durch Anhängen von 5 resp. 10 gr, ohne jedoch zu gleicher Zeit die Schwerkraftwirkung zu steigern, so sah ich, wie bei 10 gr Belastung die Aufrichtung des horizontal gelegten Stengels nur sehr unvollkommen gelang. Bei 5 gr Belastung, also bei geringerem statischen Momente, kam die Aufrichtung zwar auch zu Stande, aber nicht so schnell wie bei den rotirenden Stengeln. Die ausgelöste Wirkung ist also in diesem Falle zugleich mit der auslösenden Kraft gesteigert worden.

Die gekrümmten Theile nehmen in beiden Fällen S-form an, was uns ganz natürlich erscheinen muss. Das Gewicht der Cotyledonen bog den Basaltheil der Stengel in der Richtung der Last, die hier am längsten Hebelarm wirkte. Die Aufwärtskrümmung erfolgte, dem Zuge entgegen, nur in der Nähe der Cotyledonen, hauptsächlich aus dem Grunde, weil hier das statische Moment der Last am kleinsten war. Außerdem war hier das Wachsthum des Stengels am stärksten.

Ein anderes Beispiel giebt uns folgender Versuch mit den negativ geotropischen Fruchtträgern von Mucor mucedo, deren specifischer Geotropismus ebenfalls durch die gesteigerte Schwerkraftwirkung vergrößert wird. Es ist eine schon seit Dutrochet [1]) bekannte Erscheinung, dass die Oberfläche des Substrates die Richtung gewisser Pflanzen, so lange sie noch nicht zu hoch sind, bestimmt. Man hat diese Erscheinung mit dem Namen der Eigenrichtung belegt. Diese Kraft ist es, welche unter Anderem auch die Fruchtträger von Mucor mucedo bestimmt, senkrecht auf die Oberfläche des Substrates zu wachsen, oder die Mistel senkrecht auf den von ihr befallenen Ast stellt. Erreicht der Mucor eine gewisse Länge, so überwiegt sein negativer Geotropismus diese Eigenrichtung und der Sporangiumträger krümmt sich negativ geotropisch. Der Mucor war schon in den früheren Stadien seiner Entwicklung ebenfalls geotropisch, nur konnte dieser Geotropismus der Eigenrichtung entgegen nicht zur Geltung kommen. Wurde nun die auslösende Wirkung durch die Anwendung einer Centrifugalkraft von 17 g gesteigert, so bogen die Fruchtträger schon bei einer Länge von 1—1½ mm im Sinne ihres negativen Geotropismus um, während sie unter dem Einfluss der einfachen Schwere 5—7 mm und länger werden konnten, bevor sie sich krümmten.

Es sei mir gestattet, noch einige Details dieser Versuche zu geben. Die Mucorsporen wurden möglichst dünn auf Würfel von geknetetem Brod oder von Holz, das mit Mistdecoct getränkt war, ausgesäet. Diese Würfel waren 2½ cm hoch, 1¾ cm breit und 4½ cm lang und auf einem Gestell befestigt, das sich in einem 4½ cm weiten Glascylinder befand. Am Boden des Cylinders sowie an der durch Kork verschlossenen Oberseite waren feuchte Torfplatten befestigt, um in dem Cylinder eine dampfgesättigte Atmosphäre herzustellen. Durch den, den Cylinder verschließenden Kork war ein rechtwinklig gebogenes Glasrohr geführt, das auf der oberen Torfplatte endigte und den Zweck hatte, die Communication mit der äußeren Luft herzustellen, ohne dass im Cylinder ein Austrocknen stattfände. Bei einigen Versuchen ließ ich den Pilz so lange unter dem Einfluss der gewöhnlichen Schwerkraft keimen, bis die Fruchtträger eben über dem

1) Recherches anatomiques et physiologiques sur la structure intime des animaux et des végétaux. Paris 1824. p. 92 ff. Weiteres bei Sachs, Arbeiten des Bot. Instituts in Würzburg. 1879. Bd. 2. p. 221.

Substrate erschienen, und unterwarf sie erst dann der Centrifugalkraft. Bei anderen Versuchen ließ ich die Würfel mit dem Pilze unmittelbar nach der Aussaat rotiren. Ein in derselben Art mit Coprinus lagopus angestellter Versuch ergab das gleiche Resultat.

Betrachten wir nun das Verhalten der Wurzeln. Wir haben hier ganz die analogen Kräfte wie bei dem Stengel, nur mit dem Unterschiede, dass bei der Wurzel durch den mechanischen Zug der Schwere eventuell eine Beschleunigung hervorgerufen werden kann. Das Gewicht der ausgewachsenen Wurzelstrecken kommt natürlich gar nicht in Betracht, da dasselbe auf die übrigen Theile ohne Einfluss ist. Nur der Zug der wachsenden Zonen kann von Bedeutung sein. Bei der einfachen Schwere ist dieser Zug so minimal, dass man ihn als mechanischen Zug vernachlässigen kann. Auch in unseren Centrifugalversuchen hatte der natürlich entsprechend gesteigerte mechanische Zug offenbar keine Bedeutung für eine Beschleunigung des Wachsens. Bei einem Gewicht der wachsenden Wurzelzonen von 0,014 gr im Mittel würde bei einer Centrifugalkraft von 20 g als Maximum auf den von der Spitze fernsten Theil ein Zug von 0,05 gr per □ mm herauskommen. Diese Zahlen ergaben sich, wenn ich die Wurzelspitze von Vicia faba in einer Länge von 10 mm wog und den Zug für den mittleren Querschnitt von 5,56 □ mm (Radius = 1,33 mm) berechnete. Erst bei einer Centrifugalkraft von 400 g haben wir eine Belastung von 1 gr per □ mm, also für den betreffenden Querschnitt einer Wurzel 5,56 gr. Natürlich kann man sich die Centrifugalkraft und den mechanischen Zug noch weiter gesteigert denken, so dass zuletzt ein Zerreißen der Wurzel herbeigeführt würde. Eine andere Frage ist es aber, ob dann überhaupt noch Wachsthum stattfindet. Der mechanische Zug kann ebenfalls auslösend wirken, und dies müsste wohl auch der Fall sein, wenn J. BARANETZKI's Angabe[1]) zutrifft, dass bei Stengeln ein in ihrer Wachsthumsrichtung ausgeübter Zug eine Verlangsamung des Wachsens zur Folge hat. Thatsächlich haben wir bei unseren Experimenten keinen Erfolg des mechanischen Zuges gefunden, so dass wir dieserhalb eine derartige auslösende Wirkung nicht anzunehmen haben.

Die Theorie von HOFMEISTER, dass der positive Geotropismus in einem Herabsinken plastischer Massen bestände, hat längst seine Widerlegung gefunden. Auch das aus dieser Theorie erklärte[2]) Ausziehen und Dünnerwerden der Wurzeln bei der Centrifugalwirkung, verbunden mit einer Anschwellung nach der Rotation, ist kein mechanischer Zugeffect. Schon J. SACHS[3]) hat erwähnt, dass solche Anschwellungen auch durch vorübergehende Benetzung hervorgerufen würden. Bei meinen zahlreichen Ver-

1) Die tägliche Periodicität im Längenwachsthum der Stengel. Mém. de l'acad. imp. d. sc. de St. Pétersbourg. VIIe Série. Tome XXVII. No. 2. 1879. p. 20.

2) HOFMEISTER, Lehre von der Pflanzenzelle, p. 283.

3) Arbeiten des Würzburger Instituts. Bd. I. (1873) p. 712.

suchsreihen zeigten nur jene Wurzeln die besprochene Erscheinung, die längere Zeit an der Luft gelegen hatten, oder in ein bedeutend feuchteres oder trockeneres Medium kamen. Beim Wechsel von Rotation und Ruhe, die ich so häufig angewendet hatte, wuchsen die Wurzeln stets in der normalen Dicke fort, sobald sie nicht aus den Sägespähnen herausgenommen wurden.

Wollte ich ein vollständiges Bild der Einwirkung der Schwerkraft auf das Längenwachsthum erlangen, so durfte es mir nicht genügen, den Einfluss der Schwerkraft in der Stärke von g bis 30 g zu untersuchen, sondern ich musste mir auch die Frage vorlegen, ob eine Schwere von 0—g eine Bedeutung hätte. Die Methode, die Wurzeln horizontal zu legen und sie langsam rotiren zu lassen, hat uns gezeigt, dass die Schwere auch dann nicht wirkt. Nichtsdestoweniger waren dies nicht ganz commensurable Verhältnisse, und wenn wir bisher den Ausdruck gebraucht haben, die Schwerkraft wirke bei der langsamen Rotation um eine horizontale Achse gar nicht, so dürfen wir nicht vergessen, dass dies eigentlich bloss eine Redewendung ist, die uns sagt, sie wirkt nicht krümmend. In facto ist sie noch immer thätig, nur dass sie nicht in die Richtung der Längsachse der Organe fällt.

Wie es möglich ist, dass keine Krümmungen zu Stande kommen, ist leicht einzusehen. Die Schwerkraft bedarf ebenso, wie das Licht, einer gewissen Zeit, bevor sie eine Veränderung an der Pflanze hervorbringen kann. Bei der Drehung um eine horizontale Achse bietet jedoch die Pflanze der Schwerkraft schon wieder eine neue Seite dar, bevor noch die Wirkung an der ersten Stelle eingetreten ist. In diesem Falle fehlt also der Schwerkraft jedenfalls die geotropische Wirkung.

Nun wäre aber auch folgender Fall denkbar. Wie bekannt, erfährt bei der Horizontallegung von Pflanzentheilen (ohne Drehung) das Wachsthum der einen Seite eine Beschleunigung, das der anderen Seite eine Verlangsamung. Man könnte sich nun denken, dass z. B. die Beschleunigung früher eintrete, als die Verlangsamung. Wenn nun bei der Drehung dasselbe stattfand, so musste das Gesammtwachsthum entschieden gesteigert werden, denn die erst nach längerer Zeit wirkende Verlangsamung konnte diese Beschleunigung zwar hemmen, aber nicht beseitigen. Das Resultat meiner Versuche hat bewiesen, dass dies nicht stattfand. Hätte ich bei meinen Experimenten die Stengel nicht in Rillen, sondern frei in Luft schwebend wachsen lassen, so wäre es ebenfalls möglich gewesen, dass durch das Gewicht der Cotyledonen eine geringe einseitige Dehnung hervorgerufen wurde, welche immerhin schon eine gewisse Vermehrung des Wachsthums hätte erzielen können. Doch diesem Fehler war, wie gesagt, schon vorgebeugt.

Wie ich schon am Anfange meiner Abhandlung angedeutet, hatte ich mir vorgenommen, nur den Einfluss der Schwerkraft auf normal liegende Organe zu prüfen. Davon streng zu trennen ist die Frage, welchen Effect die Schwerkraft hervorruft, wenn das Pflanzenorgan in einer anderen als der

durch ihren specifischen Geotropismus bedingten Richtung weiterwächst. Die Versuche Fred. Elfving's [1]) haben gezeigt, dass diese Ablenkung von der normalen Richtung in der That einen nicht unbedeutenden Einfluss ausübt. Er arbeitete mit den Fruchtträgern von Phycomyces nitens. Dieselben sind negativ geotropisch und dabei stark positiv heliotropisch. Abwärts gerichtete Fruchtträger krümmen sich in ziemlich kurzer Zeit nach aufwärts, wenn sie im Finstern wachsen; werden sie dagegen von unten beleuchtet, wachsen sie vermöge der stärkeren Lichtwirkung gerade fort gegen die Lichtquelle. Es war indessen schwierig, Licht von derselben Intensität bald von oben nach unten, bald von unten nach oben fallen zu lassen, was nothwendig gewesen wäre, sollten nicht durch die verschiedene Intensität der Beleuchtung Differenzen im Wachsthum entstehen. Elfving wählte daher die Beleuchtung von der Seite unter gleichzeitiger langsamer Drehung der Pflanzen um eine verticale Axe. Da die Beleuchtung von allen Seiten gleich stark ist, wächst die Pflanze ohne jegliche Krümmung gerade aus. Aus den stündlichen Zuwachsen construirte der Verfasser die Wachsthumscurve des Pilzes, der gerade so wie höhere Pflanzen eine große Periode besitzt. Bei Einschaltung der Inversstellung fand fast jedesmal eine Verlangsamung des Wachsthums statt. Diese Einwirkung kann sich unmittelbar oder als Nachwirkung kundgeben. Wenn nun diese Thatsache zunächst nur für einzellige Organismen gilt, so ist es doch mehr als wahrscheinlich, dass sich, gerade so wie in anderen Beziehungen, auch hier dieselben gleich verhalten wie höhere Pflanzen. Mit positiv geotropischen Organen hat Elfving keine Versuche angestellt.

Mit diesen Angaben stimmt die von Vöchting [2]) erwähnte Thatsache überein, dass die abwärts gerichteten Zweige der Trauerbäume durch die Einwirkung der Schwerkraft gehemmt werden, während das Wachsthum aufwärts gerichteter Zweige der normalen Arten gefördert wird, und zwar betrifft diese Hemmung und Förderung sowohl das Längen- als das Dickenwachsthum der Zweige. Vöchting sieht in der Schwerkraft die alleinige Ursache, wenn die Trauerbäume hinter der aufrecht wachsenden Stammform zurückbleiben. Er sagt ferner am angeführten Orte über diesen Punkt: der Unterschied im jährlichen Wachsthum der auf- und abwärts gerichteten Zweige tritt dann am wenigsten hervor, wenn man von den letzteren solche zum Vergleich wählt, welche in der Nähe der Veredlungsstelle auf der Oberseite der gekrümmten Mutterzweige entspringen; er wird dagegen deutlich und manchmal auffallend sichtbar, wenn man die späteren Zweiggenerationen an der Spitze der abwärts gerichteten Zweige ins Auge fasst. Es bleiben diese Triebe und zwar meist erheblich kürzer

---

1) Beitrag zur Kenntnis der physiologischen Einwirkung der Schwerkraft auf die Pflanzen. Abdruck aus Acta Soc. Scient. Fenn. T. XII. 1880. p. 5—17.

2) Bot. Zeitung 1880. p. 599.

und dünner, als die ihnen entsprechenden Glieder der aufwärts wachsenden Generationen.

Die Richtigkeit der Thatsachen anerkannt, ist doch zu bedenken, dass man hier Zweige verschiedener Varietäten vergleicht. Außerdem ist es noch etwas Anderes, ob die Einwirkung der Schwerkraft auf inversgestellte Organe lange Zeit oder nur kurze Zeit dauert. Im ersten Falle werden sich leicht Unterschiede in der Ernährung und der Beschaffenheit des Pflanzentheiles geltend machen, die in Folge der langen Zeit sich vermehren müssen und größere Unterschiede im Wachsthum zur Folge haben können. Immerhin sind diese Angaben im hohen Grade beachtenswerth.

Eine Hemmung des Wachsens durch die Schwerkraft ergiebt sich auch aus den von W. Pfeffer [1]) an den Brutknospen von Marchantia polymorpha beobachteten Erscheinungen. Die Zellen der freien Oberfläche der Brutknospen, welche zu Wurzelhaaren auszuwachsen die Fähigkeit haben, sind an den Brutknospen schon durch Inhalt und Form gekennzeichnet. Dieselben haben, sobald ihnen genügende Feuchtigkeit, Temperatur und Licht geboten ist, das Bestreben, zu Wurzelhaaren auszuwachsen. Diese, der Brutknospe innewohnende Kraft wird nun durch die Schwerkraft aufgehoben, wenn diese in einer entgegengesetzten Richtung thätig ist. Auf der dem Erdcentrum zugekehrten Seite und ebenso in horizontaler Richtung werden unter allen Umständen Wurzelhaare gebildet, während auf der dem Zenith zugekehrten Seite die Zellen nur dann auswachsen, sobald der hemmende Einfluss der Schwerkraft durch eine andere Kraft (längere Berührung mit einem feuchten Körper) beseitigt wird. Vergleichen wir unsere Resultate mit diesem Beispiel: die Wurzelhaare sind positiv geotropisch, die Zellen resp. jungen Wurzelhaare, welche an der erdwärts gekehrten Seite der Brutknospen stehen, befinden sich also in normaler Lage, während die Wurzelhaare auf der entgegengesetzten Seite invers stehen. Bei der normalen Lage der betreffenden Zellen zur Schwere hat die den Brutknospen innewohnende Kraft, welche dieselben hervorwachsen lässt, freien Lauf. Im anderen Falle tritt eine in die Augen springende Hemmung ein.

Dasselbe wurde von H. Leitgeb [2]) für die Wurzelhaare von Lunularia angegeben.

In dieselbe Kategorie gehört die von Vöchting [3]) angeführte Thatsache, dass an abgeschnittenen Zweigen das Auswachsen der Knospen auf der Oberseite (bei Horizontalstellung), der Wurzelanlagen auf der Unterseite durch die Schwerkraft gefördert wird, während das Auswachsen auf der entgegengesetzten Seite eine Hemmung erleidet. Der Einfluss der Schwer-

1) Arbeiten des Würzburger Instituts. Bd. I. 1871. p. 77.
2) Bot. Zeitung 1872. p. 766 (Bericht der Naturforscherversammlung zu Leipzig).
3) Organbildung im Pflanzenreiche. Bd. I. 1878.

kraft kann auch hier durch andere Kräfte verdeckt werden. So wohnt abgeschnittenen Weidenzweigen die morphologische Function inne, an dem apicalen Ende leichter Knospen, am basalen Ende leichter Wurzeln zu entwickeln.

Es erübrigt noch zum Schluss den so nahe liegenden Vergleich zwischen Schwere und Licht anzustellen. Beide Kräfte bringen, wie bekannt, bei einseitigem Angriff unter bestimmten Umständen Krümmungen zu Wege, die wesentlich von der Intensität der äußeren Kraft abhängen. Für Licht und Schwerkraft ist dies schon länger bekannt. Die geotropische resp. heliotropische Kraft nimmt mit der Größe der auslösenden Wirkung zu, ohne jedoch proportional derselben steigen zu müssen. Dass auch eine andere Art auslösender Vorgänge möglich ist, zeigen uns die durch Reiz hervorgerufenen Krümmungen und Bewegungen, wobei es gleichgültig ist, wie stark die auslösende Kraft ist und ein Minimum des Reizes genügt, die ganze mögliche Bewegung auszulösen. Steigert man beim Licht die Intensität über eine gewisse Grenze, so wird die Krümmung allmählich schwächer und hört endlich ganz auf[1]). Ob dasselbe auch bei der Schwerkraft stattfindet, ist nach der Analogie des Lichtes nicht zu entscheiden.

Beim Licht kommt ferner auch noch die Wirkung in Betracht, welche die Steigerung des allseitig gleichen Lichtes bewirkt. Auf dieselbe Weise wirkt natürlich auch einseitig einfallendes Licht, wenn die Pflanze gedreht wird, also thatsächlich gleich beleuchtet ist. Die analoge Wirkung bei der Schwerkraft ist noch nicht untersucht. Man könnte die Pflanzen einer verschieden großen Centrifugalkraft unterwerfen, die senkrecht auf die Organachse wirkt. Damit sich die Pflanzen nicht geotropisch krümmten, müssten dieselben zu gleicher Zeit um die eigene Achse gedreht werden. Auf diese Art käme eine allseitig gleiche Schwerkraftswirkung zu Stande. Bei der Unbekanntschaft mit den inneren Ursachen der diesbezüglichen Erscheinungen kann hier nur das Experiment entscheiden, das mit geeigneten Apparaten wohl ausführbar wäre. Eher möchte man übrigens glauben, dass kein Erfolg herauskommt, weil Horizontalstellung mit Drehung und Längsstellung keinen Unterschied im Wachsthum ergeben.

1) Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich. 1878. I. p. 37. Separatabzug aus Denkschr. der Wiener Akademie.

Tabelle 1.

			Kasten I.						Kasten II.					
Zeit	Temperatur	Stunden	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
ursprüngliche Länge in mm			46	52	40	39.5	49	47	51	52.5	53	56.5	56	60
3h50 m — 6h50 ab	20 —21½	3	1.00	1.00	0.75	0.25	0.41	0.41	0.25	0.08	0.50	0.16	0.50	0.16
6h50 ab — 9h35 n	19½—21	2¾	1.17	1.27	1.17	0.45	0.27	0.54	0.36	0.09	0.63	0.18	0.36	0.18
9h35 n — 8h35 f	19½—21	11	1.38	1.68	1.27	0.98	1.22	1.31	0.86	0.36	0.84	0.39	0.81	1.04
8h35 f — 12h5 m	20 —21	3½	1.42	1.35	1.07	0.92	1.35	1.35	1.07	0.35	1.00	1.00	1.35	1.42
12h5 m — 4h5 ab	20 —20½	4	1.37	1.31	1.31	1.18	1.62	1.31	1.06	1.12	0.81	1.12	1.31	1.12
4h5 ab — 7h5 ab	20 —21½	3	1.00	1.83	1.50	1.33	1.75	1.50	0.91	0.75	1.16	1.16	1.33	1.16
7h5 ab — 10h5 n	19½—21	3	1.00	1.08	1.08	1.16	1.16	1.25	1.25	1.00	1.16	1.25	1.41	0.83
10h5 n — 9h5 f	19 —21	11	1.13	1.25	1.29	1.31	0.77	1.18	1.15	0.84	1.25	1.27	1.29	0.93
3h50 m — 9h35 n	19½—21½	5¾	1.08	1.13	0.96	0.35	0.34	0.47	0.30	0.08	0.56	0.17	0.43	0.17
9h35 n — 9h35 f	19½—21	11	1.38	1.68	1.27	0.98	1.22	1.31	0.86	0.36	0.84	0.39	0.81	1.04
8h35 f — 4h5 ab	20 —21	7½	1.39	1.33	1.19	1.05	1.48	1.33	1.06	0.73	0.90	1.06	1.33	1.27
4h5 ab — 10h5 n	19½—21½	6	1.00	1.45	1.29	1.24	1.48	1.37	1.08	0.87	1.16	1.20	1.37	0.99
10h5 n — 9h5 f	19 —21	11	1.13	1.25	1.29	1.31	0.77	1.18	1.15	0.84	1.25	1.27	1.29	0.93

			Kasten III.						Kasten IV.					
Zeit	Temperatur	Stunden	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
ursprüngliche Länge in mm			46	52	40	40	48	44	50	52	54	55	56.5	61
3h50 m — 6h50 ab	20 —21½	3	1.00	1.25	0.25	0.58	0.25	0.25	0.16	0.50	0.50	0.50	0.66	0.16
6h50 ab — 9h35 n	19½—21	2¾	1.00	1.36	0.90	0.63	0.36	0.45	0.09	0.81	0.54	0.45	0.90	0.18
9h35 n — 8h35 f	19½—21	11	1.48	1.43	1.40	1.04	0.84	1.04	0.25	0.38	1.36	1.18	1.48	0.86
8h35 f — 12h5 m	20 —21	3½	1.14	1.14	1.42	1.07	0.64	1.21	0.57	1.21	1.28	1.28	1.14	1.21
12h5 m — 4h5 ab	20 —20½	4	1.00	1.75	1.56	1.37	1.06	1.43	0.81	1.50	1.37	1.12	1.18	1.06
4h5 ab — 7h5 ab	20 —21½	3	0.83	1.33	1.16	1.41	0.75	0.91	0.83	1.58	1.25	1.16	0.91	1.25
7h5 ab — 10h5 n	19½—21	3	0.83	1.50	1.50	1.33	1.08	1.08	0.75	1.41	1.41	1.25	1.08	1.16
10h5 n — 9h5 f	19 —21	11	0.88	1.38	1.22	1.27	1.06	1.00	1.11	1.25	1.33	1.25	0.86	1.36
3h50 m — 9h35 n	19½—21½	5¾	1.00	1.30	0.57	0.60	0.30	0.35	0.12	0.65	0.52	0.47	0.78	0.17
9h35 n — 8h35 f	19½—21	11	1.48	1.43	1.40	1.04	0.84	1.04	0.25	1.38	1.36	1.18	1.48	0.86
8h35 f — 4h5 ab	20 —21	7½	1.07	1.44	1.49	1.22	0.85	1.32	0.69	1.35	1.32	1.20	1.16	1.13
4h5 ab — 10h5 n	19½—21½	6	0.83	1.41	1.33	1.37	0.91	0.99	0.79	1.49	1.33	1.20	0.99	1.20
10h5 n — 9h5 f	19 —21	11	0.88	1.38	1.22	1.27	1.06	1.00	1.11	1.25	1.33	1.25	0.86	1.36

Tabelle 2.

Aussenkasten.

Zeit	Temperatur	Stunden	Drehungen	Schwere	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
ursprüngliche Länge in mm					62	38	39	58½	40½	58	54	49	38	43½	55	52
5h45 ab — 11h45 n	23 — 24½	6	0	1	—	—	0.75	1.25	1.04	0.91	1.21	1.16	1.00	1.00	—	0.50
11h45 n — 5h45 f	23½ — 25	6	156	15¾	—	—	**0.83**	**1.83**	**1.33**	**1.54**	**1.54**	**1.66**	**1.33**	**1.29**	—	**0.83**
5h45 f — 11h45 m	22 — 23½	6	0	1	—	—	1.12	1.71	1.46	1.21	1.46	1.58	1.50	1.29	—	0.96
11h45 m — 5h45 ab	22½ — 24½	6	159	20	—	—	**1.04**	**1.87**	**1.54**	**1.12**	**1.41**	**1.62**	**1.33**	**1.29**	—	**0.87**
5h45 ab — 11h45 n	23 — 24	6	0	1	—	—	1.08	1.58	1.44	1.29	1.37	1.50	1.58	1.37	—	0.96

Innenkasten.

Zeit	Temperatur	Stunden	Drehungen	Schwere	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
ursprüngliche Länge in mm					52	62½	52½	40	39½	53	53½	44	51	42	59	47
5h45 ab — 11h45 n	23 — 24½	6	0	1	0.91	1.00	—	1.46	1.21	1.08	—	1.21	1.00	—	1.25	0.71
11h45 n — 5h45 f	23½ — 25	6	156	3¼	**1.37**	**1.71**	—	**1.58**	**1.71**	**1.37**	—	**1.50**	**1.37**	—	**1.75**	**1.12**
5h45 f — 11h45 m	22 — 23½	6	0	1	1.58	1.62	1.08	1.96	1.83	1.54	—	1.91	1.54	—	1.83	1.00
11h45 m — 5h45 ab	22½ — 24½	6	159	1¼	**1.29**	**1.62**	**1.33**	**1.75**	**1.79**	**1.46**	—	**1.96**	**1.33**	—	**1.54**	**1.16**
5h45 ab — 11h45 n	23 — 24	6	0	1	1.12	1.62	1.33	1.41	1.46	1.33	—	1.58	1.50	—	1.00	1.08

Kasten in Ruhe.

Zeit	Temperatur	Stunden	Drehungen	Schwere	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
ursprüngliche Länge in mm					40	55½	34½	42	53	52	28	59½	57½	25	38	55
5h45 ab — 11h45 n	23 — 24½	6	0	1	—	—	0.83	—	1.29	1.16	0.62	1.16	1.29	—	0.75	0.71
11h45 n — 5h45 f	23½ — 25	6	0	1	—	—	1.08	—	1.66	1.58	0.66	1.83	1.71	—	1.08	1.46
5h45 f — 11h45 m	22 — 23½	6	0	1	—	—	1.16	—	1.37	**2.12**	0.75	1.75	1.58	—	1.25	1.41
11h45 m — 5h45 ab	22½ — 24½	6	0	1	—	—	1.50	1.58	—	1.75	0.58	1.75	1.66	—	1.41	1.54
5h45 ab — 11h45 n	23 — 24	6	0	1	—	—	1.54	1.50	—	1.66	0.71	1.62	1.54	—	1.41	1.25

Mittelwerthe.

Zeit	Temperatur	Aussenkasten	Innenkasten	Ruhekasten
5h45 ab — 11h45 n	23 — 24½	0.98	1.09	0.97
11h45 n — 5h45 f	23½ — 24	**1.35**	**1.49**	1.38
5h45 f — 11h45 m	22 — 23½	1.36	1.58	1.42
11h45 m — 5h45 ab	22½ — 24½	**1.35**	**1.52**	1.45
5h45 ab — 11h45 n	23 — 24	1.35	1.34	1.40

Tabelle 3.

Aussenkasten.

Zeit	Temperatur	Stunden	Drehungen	Schwere	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
ursprüngliche Länge in mm					55	52½	—	52	57	50	60½	—	159	63	67½	54½
5h45 f — 11h45 m	21½—22½	6	0	1	1.62	1.08	—	1.50	1.41	1.04	1.46	—	1.62	1.62	1.66	1.25
11h45 m — 5h45 ab	21½—22½	6	144	15½	1.37	1.08	—	1.75	1.37	1.29	1.71	—	1.50	1.50	1.87	1.29
5h45 ab — 11h45 n	22 —23	6	0	1	1.37	1.08	—	1.66	1.54	1.58	1.71	—	1.46	1.33	1.75	1.25
11h45 n — 5h45 f	22 —23	6	144	16	1.21	0.87	—	0.87	1.16	1.25	1.29	—	1.16	1.00	1.33	0.96
5h45 f — 11h45 m	21 —22½	6	0	1	1.16	0.79	—	0.54	1.21	1.00	1.33	—	1.04	0.96	1.29	0.66
11h45m — 5h45 ab	22 —23	6	156	19½	1.08	0.66	—	0.25	1.12	1.08	1.37	—	0.91	1.16	1.04	0.16

Innenkasten.

Zeit	Temperatur	Stunden	Drehungen	Schwere	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
ursprüngliche Länge in mm					56	55	59	53	56	56½	57	60½	54½	63	63½	54½
5h45 f — 11h45 m	21½—22½	6	0	1	1.54	(0.50)	(0.79)	1.37	1.00	1.29	1.46	1.46	1.25	1.41	1.25	1.21
11h45 m — 5h45 ab	21½—22½	6	144	3	1.83	1.66	1.71	1.37	1.58	1.16	1.54	1.08	1.50	1.46	1.16	1.29
5h45 ab — 11h45 n	22 —23	6	0	1	1.62	1.79	1.79	1.33	1.46	1.12	1.58	1.16	1.50	1.87	1.37	1.54
11h45 n — 5h45 f	22 —23	6	144	3½	1.04	1.37	1.12	1.12	1.04	0.96	1.16	0.79	1.33	1.33	1.29	1.00
5h45 f — 11h45 m	21 —22½	6	0	1	1.33	1.33	1.50	0.91	1.04	0.79	1.25	1.08	1.21	1.25	1.08	1.16
11h45 m — 5h45 ab	22 —23	6	156	4½	1.33	1.37	1.25	0.87	0.66	0.16	1.33	1.12	1.41	1.12	1.04	0.83

Kasten in Ruhe.

Zeit	Temperatur	Stunden	Drehungen	Schwere	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
ursprüngliche Länge in mm					52½	52	52	52	55	54½	55½	59½	—	62½	66½	58
5h45 f — 11h45 m	21½—22½	6	0	1	1.41	1.08	1.46	1.16	1.54	1.33	(0.66)	1.08	—	1.41	1.66	(0.58)
11h45m — 5h45 ab	21½—22½	6	0	1	1.58	1.37	1.41	1.33	1.50	1.62	1.16	1.50	—	1.50	1.62	0.75
5h45 ab — 11h45 n	22 —23	6	0	1	1.58	1.33	1.04	1.58	1.54	—	1.33	1.37	—	1.46	1.37	1.00
11h45 n — 5h45 f	22 —23	6	0	1	1.16	1.12	0.79	1.25	1.25	—	0.91	1.37	—	1.46	1.29	0.91
5h45 f — 11h45 m	21 —22½	6	0	1	0.66	1.08	0.83	1.08	1.12	—	0.58	1.21	—	—	1.04	0.71
11h45 m — 5h45 ab	22 —23	6	0	1	1.16	0.96	1.00	0.71	1.16	—	0.71	1.33	—	—	1.04	0.54

Mittelwerthe.

Zeit	Temperatur	Aussenkasten	Innenkasten	Ruhekasten
5h45 f — 11h45 m	21½—22½	1.43	1.21 (1.32)	1.21 (1.34)
11h45 m — 5h45 ab	21½—22½	1.44	1.44	1.39
5h45 ab — 11h45 n	22 —23	1.47	1.51	1.36
11h45 n — 5h45 f	22 —23	1.11	1.12	1.15
5h45 f — 11h45 m	21 —22½	0.99	1.16	0.92
11h45 m — 5h45 ab	22 —23	0.88 (1.04)	1.04 (1.12)	0.95

Tabelle 4.

Aussenkasten.

Zeit	Temperatur	Stunden	Drehungen	Schwere	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
ursprüngliche Länge in mm					40¾	42	44	35¼	—	40½	39	34	36¼	36½	40½	29¼
5h36 ab—11h36 n	19½—20	6	0	1	0.75	0.75	1.00	0.91	—	0.87	0.79	0.96	0.87	1.04	0.62	0.96
11h36 n—5h36 f	19 —20	6	132	12¾	0.25	0.50	0.54	0.41	—	0.37	0.29	0.37	0.41	0.33	0.33	0.33
5h36 f—11h36 m	18½—19½	6	0	1	0.50	0.50	0.79	0.71	—	0.54	0.50	0.75	0.79	0.62	0.54	0.58
11h36 m—5h36 ab	19 —21½	6	144	15	0.41	0.46	0.79	0.75	—	0.75	0.41	0.75	0.62	0.54	0.46	0.37
5h36 ab—11h36 n	19 —20	6	0	1	0.29	0.37	0.54	0.50	—	0.54	0.29	0.66	0.58	0.37	0.41	0.25
11h36 n—8h51 f	19 —20	9¼	153	17	0.29	0.43	0.48	0.51	—	0.48	0.29	0.64	0.40	—	0.32	0.29
8h51 f—2h51 m	19 —21	6	0	1	0.79	1.00	0.96	1.16	—	0.91	1.00	—	0.62	—	0.87	0.91

Innenkasten.

Zeit	Temperatur	Stunden	Drehungen	Schwere	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
ursprüngliche Länge in mm					42¾	44	40¼	34	39½	43¾	34	39½	39¼	34½	37½	29¼
5h36 ab—11h36 n	19½—20	6	0	1	0.62	0.75	0.75	0.79	0.75	0.87	0.66	0.91	0.75	0.71	1.00	0.71
11h36 n—5h36 f	19 —20	6	132	2	0.25	0.25	0.33	0.33	0.21	0.25	0.21	0.21	0.46	0.21	0.33	0.16
5h36 f—11h36 m	18½—19½	6	0	1	0.41	0.50	0.62	0.62	0.41	0.41	0.50	0.62	0.91	0.58	0.75	0.46
11h36 m—5h36 ab	19 —21½	6	144	2¾	0.37	0.41	0.54	0.66	0.46	0.33	0.29	0.46	0.83	0.37	0.50	0.50
5h36 ab—11h36 n	19 —20	6	0	1	0.21	0.50	—	0.50	0.33	0.04	0.50	0.37	0.62	0.29	0.29	0.29
11h36 n—8h51 f	19 —20	9¼	153	3	0.43	0.43	—	0.59	—	—	0.48	0.35	0.51	—	0.56	—
8h51 f—2h51 m	19 —21	6	0	1	0.75	1.04	—	0.87	—	—	0.96	0.96	—	—	0.87	—

Kasten in Ruhe.

Zeit	Temperatur	Stunden	Drehungen	Schwere	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
ursprüngliche Länge in mm					35½	43	43	33½	35¾	47	36½	37	43¾	43¼	34	37½
5h36 ab—11h36 n	19½—20	6	0	1	0.83	1.04	0.71	0.83	0.96	1.12	0.83	0.75	0.91	0.54	0.79	1.00
11h36 n—5h36 f	19 —20	6	0	1	0.41	0.46	0.29	0.33	0.41	0.50	0.25	0.50	0.46	0.41	0.29	0.41
5h36 f—11h36 m	18½—19½	6	0	1	0.71	0.75	0.50	0.75	0.66	0.71	0.33	0.58	0.66	0.75	0.62	0.75
11h36 m—5h36 ab	19 —21½	6	0	1	0.50	0.75	0.41	0.66	0.66	0.83	0.33	0.75	0.79	0.41	0.41	0.50
5h36 ab—11h36 n	19 —20	6	0	1	0.54	0.50	0.37	—	—	0.75	0.25	0.41	0.46	0.41	0.33	0.33
11h36 n—8h51 f	19 —20	9¼	0	1	0.58	0.54	0.46	—	—	0.81	0.18	0.40	0.48	0.21	0.43	0.32
8h51 f—2h51 m	19 —21	6	0	1	1.04	1.08	1.08	—	—	1.50	0.46	0.79	1.08	—	—	0.83

Tabelle 5.

Aussenkasten.

Zeit	Temperatur	Stunden	Drehungen	Schwere	1	2	3	4	5	5	7	8	9	10	11	12
ursprüngliche Länge in mm					24	26	27¼	27¼	26	24⅜	35	36¾	35	37¼	28	26¾
4h20 ab — 9h5 f	21½—23½	16¾	0	1	0.59	0.73	0.73	0.52	0.92	0.30	0.49	0.70	0.61	0.65	0.77	0.80
9h5 f — 3h5 m	23 —24	6	135	13½	0.25	0.46	0.50	0.46	0.58	0.46	0.37	0.41	0.37	0.37	0.62	0.46
3h5 m — 9h5 n	22½—24	6	0	1	0.29	0.25	—	0.46	0.66	0.50	0.16	0.25	0.16	0.16	0.54	0.25
9h5 n — 9h5 f	21 —23½	12	112	9¾	0.23	0.21	—	0.33	0.33	0.33	0.14	0.21	0.18	0.12	0.27	0.21
9h5 f — 3h5 m	20½—21½	6	0	1	0.25	0.41	—	0.54	0.91	0.50	0.29	0.29	0.12	0.29	0.54	0.33
3h5 m — 9h5 n	21 —23	6	120	10½	0.41	0.16	—	0.29	0.29	0.62	0.25	0.25	0.12	—	0.46	0.25
9h5 n — 6h5 f	21 —23	9	130	12⅓	0.11	0.05	—	0.22	0.16	0.11	0.11	0.11	0.02	—	0.08	0.08
6h5 f — 3h5 m	21 —22	9	0	1	0.14	0.16	—	0.14	0.38	0.08	0.19	0.14	—	0.11	0.30	0.14
3h5 m — 9h5 f	21 —23	18	0	1	0.12	0.05	—	0.20	0.07	0.11	0.07	0.08	—	0.05	0.20	0.08

Innenkasten.

Zeit	Temperatur	Stunden	Drehungen	Schwere	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
ursprüngliche Länge in mm					25	27½	29	25⅜	28	20¼	32	32	32¾	20½	29	33
4h20 ab — 9h5 f	21½—23½	16¾	0	1	0.88	1.10	0.64	0.86	0.49	0.64	0.80	0.63	0.79	0.80	0.77	0.84
9h5 f — 3h5 m	23 —24	6	135	2½	0.45	0.58	0.37	0.58	0.71	0.71	0.50	0.50	0.66	0.66	0.54	0.46
3h5 m — 9h5 n	22½—24	6	0	1	0.33	0.66	0.41	0.37	0.71	0.29	0.33	0.21	0.33	0.29	0.29	0.66
9h5 n — 9h5 f	21 —23½	12	112	1⅝	0.33	0.56	0.39	0.41	0.50	0.29	0.35	0.29	0.35	0.41	0.21	0.08
9h5 f — 3h5 m	20½—21½	6	0	1	0.25	0.79	0.33	0.66	0.79	0.62	0.54	0.33	0.46	0.71	0.50	0.50
3h5 m — 9h5 n	21 —23	6	120	1⅛	0.33	0.25	0.58	0.33	0.75	0.37	0.29	0.21	0.37	0.41	0.29	0.16
9h5 n — 6h5 f	21 —23	9	130	2	0.16	0.55	0.14	0.14	0.30	0.11	0.14	0.08	0.08	0.16	0	0.14
6h5 f — 3h5 m	21 —22	9	0	1	0.22	0.16	0.16	0.25	0.30	0.05	0.19	0.11	0.16	0.41	0.08	0.16
3h5 m — 9h5 f	21 —23	18	0	1	0.15	0.12	0.13	0.08	0.26	0.05	0.08	0.07	0.11	0.19	0.05	0.09

Kasten in Ruhe.

Zeit	Temperatur	Stunden	Drehungen	Schwere	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
ursprüngliche Länge in mm					22	29½		24	22	26¾	32¾	32½	34	35¼	29½	35¼
4h20 ab — 9h5 f	21½—23½	16¾	0	1	0.89	0.68	—	0.59	0.76	0.98	0.31	0.74	0.71	0.83	0.65	0.55
9h5 f — 3h5 m	23 —24	6	0	1	0.66	0.50	—	0.33	0.79	0.79	0.16	0.66	0.50	0.66	0.33	0.29
3h5 m — 9h5 n	22½—24	6	0	1	0.50	0.25	—	0.21	0.50	0.54	0.04	0.25	0.25	0.33	0.25	0.12
9h5 n — 9h5 f	21 —23½	12	0	1	0.45	0.23	—	0.23	0.50	0.60	0.04	0.33	0.21	0.34	0.14	0.08
9h5 f — 3h5 m	20½—21½	6	0	1	0.58	0.37	—	0.25	0.62	0.50	0.12	0.33	0.58	0.50	0.46	0.16
3h5 m — 9h5 n	21 —23	6	0	1	0.37	0.33	—	0.04	0.58	0.46	0.12	0.33	0.16	0.29	0.21	0.12
9h5 n — 6h5 f	21 —23	9	0	1	0.22	?	—	0.11	0.33	0.44	0	0.11	0.16	0.19	0.11	0.05
6h5 f — 3h5 m	21 —22	9	0	1	0.30	0.08	—	0.05	0.27	0.30	0.02	0.16	0.19	0.08	0.08	0.05
3h5 m — 9h5 f	21 —23	18	0	1	0.09	0.05	—	0.05	0.18	0.15	0.08	0.04	0.04	0.13	0.05	0.05

Tabelle 6.

Rotirende Kasten.

Zeit	Temperatur	Stunden	Drehungen	Schwere	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
ursprüngliche Länge in mm					46	41	35	44	60	60	44	37	38	41	49	44
11^h15^m—5^h15 ab	23 —24	6	0	1	0.87	1.00	—	—	1.04	—	0.58	0.83	0.91	—	1.08	—
5^h15 ab—12^h15 n	23 —$24\frac{1}{2}$	7	Dr.	0	**1.43**	**1.60**	—	—	**1.78**	—	**1.14**	**1.35**	**1.68**	—	**1.53**	—
12^h15 n—6^h15 f	$23\frac{1}{2}$—25	6	0	1	1.54	1.29	—	—	1.83	—	1.00	1.46	—	1.33	1.54	—
6^h15 f—12^h15 m	$22\frac{1}{2}$—$24\frac{1}{2}$	6	Dr.	0	**1.46**	**1.75**	—	—	**1.75**	—	**0.91**	**1.41**	—	**1.37**	**1.41**	—
12^h15 m—6^h15 ab	$22\frac{1}{2}$—$24\frac{1}{2}$	6	0	1	1.29	1.87	—	—	1.25	—	0.75	1.33	1.16	1.08	1.33	—

Kasten in Ruhe.

Zeit	Temperatur	Stunden	Drehungen	Schwere	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
ursprüngliche Länge in mm					46	$55\frac{1}{2}$	$36\frac{1}{2}$	$46\frac{1}{2}$	56	31	43	$44\frac{1}{2}$	52	57	46	36
11^h15^m—5^h15 ab	23 —24	6	0	1	0.79	1.04	0.83	0.87	0.79	—	0.71	—	0.83	—	1.29	0.96
5^h15 ab—12^h15 n	23 —$24\frac{1}{2}$	7	0	1	1.35	1.25	1.46	1.60	1.39	—	1.53	—	1.78	—	1.75	1.25
12^h15 n—6^h15 f	$23\frac{1}{2}$—25	6	0	1	1.46	1.58	1.71	1.83	1.04	—	1.29	—	1.66	—	1.83	1.33
6^h15 f—12^h15 m	$22\frac{1}{2}$—$24\frac{1}{2}$	6	0	1	1.50	1.58	1.46	1.50	1.42	—	1.21	—	1.58	—	1.87	1.33
12^h15 m—6^h15 ab	$22\frac{1}{2}$—$24\frac{1}{2}$	6	0	1	1.08	1.41	1.46	1.50	1.21	—	1.16	—	1.33	—	1.54	0.83

Tabelle 7.

Rotirende Kasten.

Zeit	Temperatur	Stunden	Drehungen	Schwere	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
ursprüngliche Länge in mm					$38\frac{1}{2}$	36	33	33	36	$40\frac{1}{2}$	$42\frac{1}{2}$	42	30	33	$46\frac{1}{2}$	$32\frac{1}{2}$
4^h30 ab—10^h30 n	$22\frac{1}{2}$—24	6	0	1	0.91	1.12	1.41	1.29	1.50	1.16	1.33	1.62	1.12	1.50	1.71	1.00
10^h30 n—4^h30 f	21 —23	6	Dr.	0	**1.12**	**0.79**	**1.33**	**1.37**	**0.83**	**1.41**	**1.58**	**1.37**	**0.79**	**1.50**	**1.75**	**1.04**
4^h30 f—10^h30 m	21 —$22\frac{1}{2}$	6	0	1	1.08	1.08	1.00	1.37	0.71	1.46	1.37	1.21	0.96	1.29	1.37	0.87
10^h30 m—4^h30 ab	22 —23	6	Dr.	0	**1.12**	**1.33**	**1.29**	**1.41**	—	**1.50**	**1.46**	**1.50**	**0.83**	**1.16**	**1.58**	**1.25**
4^h30 ab—10^h30 n	22 —23	6	0	1	1.33	1.33	1.00	1.41	—	1.37	1.62	1.58	1.00	1.21	1.62	1.54
10^h30 n—7^h30 f	$21\frac{1}{2}$—23	9	Dr.	0	**1.19**	**1.11**	**1.05**	**1.44**	—	**1.47**	**1.58**	**1.22**	**1.00**	**1.22**	**1.41**	**1.25**
7^h30 f—4^h30 m	$21\frac{1}{2}$—24	6	0	1	1.08	1.08	1.04	1.29	—	—	1.37	1.21	0.79	1.04	1.21	0.96

Kasten in Ruhe.

Zeit	Temperatur	Stunden	Drehungen	Schwere	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
ursprüngliche Länge in mm					$37\frac{1}{2}$	$39\frac{1}{2}$	37	42	$31\frac{1}{2}$	46	39	38	$44\frac{1}{2}$	37	$42\frac{1}{2}$	46
4^h30 ab—10^h30 n	$22\frac{1}{2}$—24	6	0	1	1.12	1.62	1.29	1.41	—	1.54	1.41	1.37	1.29	1.25	1.25	1.46
10^h30 n—4^h30 f	21 —23	6	0	1	1.04	1.58	1.50	1.50	1.33	1.46	1.21	1.04	1.16	1.37	1.25	1.50
4^h30 f—10^h30 m	21 —$22\frac{1}{2}$	6	0	1	1.00	1.29	1.37	1.21	1.25	1.12	1.29	0.83	1.04	1.16	1.04	1.16
10^h30m—4^h30ab	22 —23	6	0	1	1.21	1.33	1.29	1.12	1.33	1.33	1.33	0.91	1.16	1.25	1.37	1.12
4^h30 ab—10^h30 n	22 —23	6	0	1	1.37	1.62	1.50	1.41	1.58	1.41	1.37	1.16	1.16	1.25	1.29	1.25
10^h30 n—7^h30 f	$21\frac{1}{2}$—23	9	0	1	1.38	1.22	1.56	0.78	1.41	1.27	1.36	1.16	0.94	1.13	1.23	1.27
7^h30 f—4^h30 m	$21\frac{1}{2}$—24	6	0	1	0.96	1.12	1.33	0.79	1.41	—	1.08	1.16	1.12	1.33	1.21	1.25

Tabelle 8.

Rotirende Kasten.

Zeit	Temperatur	Stunden	Drehungen	Schwere	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
10^h45 n — 4^h45 f	$22\frac{1}{2}$—27	6	0	1	0.25	0.16	0.46	0.37	0.21	0.29	0.41	0.21	0.37	0.37	0.33	0.33
4^h45 f — 10^h45 m	$23\frac{1}{2}$—$25\frac{1}{2}$	6	Dr.	0	0.37	0.41	0.50	0.50	0.37	0.50	0.46	0.29	0.37	0.54	0.41	0.21
10^h45 m — 4^h45 ab	$23\frac{1}{2}$—$24\frac{1}{2}$	6	0	1	0.33	0.46	0.50	0.66	0.50	0.54	0.62	0.41	0.62	0.46	0.54	0.54
4^h45 ab — 10^h45 n	$22\frac{1}{2}$—24	6	Dr.	0	0.25	0.37	0.46	0.37	0.29	0.33	0.46	0.29	0.50	0.29	0.21	0.46
10^h45 n — 7^h45 f	23 —24	9	0	1	0.11	0.16	0.27	0.30	0.16	0.22	0.27	0.16	0.27	0.16	0.30	0.27
7^h45 f — 4^h45 ab	23 —24	9	Dr.	0	0.22	0.36	0.38	0.44	0.25	0.30	0.36	0.11	0.44	0.27	0.38	0.44
4^h45 ab — 12^h45 n	23 —24	8	0	1	0.09	0.12	0.25	0.31	0.18	0.22	0.34	0.09	0.31	0.12	0.18	0.25

Kasten in Ruhe.

Zeit	Temperatur	Stunden	Drehungen	Schwere	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
10^h45n — 4^h45 f	$22\frac{1}{2}$—27	6	0	1	0.41	0.50	0.29	0.41	0.33	0.37	0.29	0.25	0.21	0.50	0.46	0.33
4^h45 f — 10^h45 m	$23\frac{1}{2}$—$25\frac{1}{2}$	6	0	1	0.54	0.54	0.37	0.50	0.33	0.41	0.41	0.41	0.29	0.58	0.54	0.41
10^h45 m — 4^h45 ab	$23\frac{1}{2}$—$24\frac{1}{2}$	6	0	1	0.83	0.66	0.83	0.66	0.41	0.58	0.66	0.54	0.66	0.71	0.96	0.54
4^h45 ab — 10^h45 n	$22\frac{1}{2}$—24	6	0	1	0.50	0.37	0.46	0.29	0.21	0.41	0.33	0.41	0.41	0.41	0.50	0.37
10^h45 n — 7^h45 f	23 —24	9	0	1	0.41	0.25	0.38	0.19	0.14	0.30	0.30	0.16	0.30	0.27	0.33	0.25
7^h45 f — 4^h45 ab	23 —24	9	0	1	0.52	0.36	0.50	0.22	0.19	0.33	0.36	0.25	0.36	0.44	0.50	0.33
4^h45 ab — 12^h45 n	23 — 24	8	0	1	0.37	0.22	0.40	0.22	0.12	0.28	0.25	0.09	0.22	0.28	0.43	0.18

Beilage zu Tabelle 1 (pag. 87).

Stunden	1—6	13—18	7—12	19—24	1—12	13—24	1—6 19—24	13—18 7—12	Stunden	1—12	13—24	Stunden	1—6 19—24	13—18 7—12
3	0.63	0.59	0.27	0.41	0.45	0.50	0.52	0.43	$5\frac{3}{4}$	0.47	0.56	$5\frac{3}{4}$	0.58	0.48
$2\frac{3}{4}$	0.81	0.78	0.30	0.49	0.55	0.63	0.65	0.54						
11	1.30	1.20	0.74	1.08	1.01	1.14	1.19	0.95	11	1.01	1.14	11	1.19	0.95
$3\frac{1}{2}$	1.24	1.10	1.03	1.11	1.13	1.10	1.17	1.06	$7\frac{1}{2}$	1.17	1.18	$7\frac{1}{2}$	1.21	1.14
4	1.35	1.36	1.09	1.17	1.22	1.26	1.26	1.22						
3	1.48	1.06	1.07	1.16	1.28	1.19	1.32	1.06	6	1.20	1.20	6	1.23	1.12
3	1.12	1.22	1.15	1.17	1.13	1.19	1.14	1.18						
11	1.15	1.13	1.12	1.19	1.13	1.16	1.17	1.12	11	1.13	1.16	11	1.17	1.12

Tabelle 9.

Aussenkasten.

No.	1	2	3	4	5	6	Zuwachs f. 6 Pflanzen
Urspr. Länge in mm	?	54	42	49	53	46	
XI	1	1	1	1	1	1	0
X	1	1	1	1	1	1	0
IX	1	1 1/4	1	1 1/4	1 1/4	1	1/4
VIII	1 1/4	1 1/2	1 1/4	1 1/4	1 1/2	1 1/4	1/2
VII	1 1/4	1 1/2	1 1/4	1 1/2	1 1/2	1 1/2	2 1/4
VI	1 1/2	1 3/4	1 1/2	1 3/4	1 3/4	1 3/4	4
V	2 1/4	2 1/4	3	2 1/2	3	2 1/4	9 1/4
IV	3	2 3/4	2 3/4	2 1/2	2 1/4	2 1/2	9 3/4
III	1 1/4	2 1/2	2 1/4	2	2	2	6
II	1	2	1 1/2	1 1/4	1 3/4	1 3/4	3 1/4
I	1	1	1 1/4	1	1	1 1/4	1/2

Innenkasten.

No.	13	14	15	16	17	18	Zuwachs f. 6 Pflanzen
Urspr. Länge in mm	?	?	36	53	50	38	
XI	1	1	1	1	1	1	0
X	1	1	1	1	1	1	0
IX	1 1/4	1 1/4	1	1 1/4	1	1	3/4
VIII	1 1/4	1 1/4	1 1/4	1 1/4	1	1	1
VII	1 1/2	1 1/2	1 1/2	1 1/2	1 1/2	1	2 1/2
VI	2	1 3/4	1 3/4	1 1/2	1 1/4	1 1/4	3 3/4
V	2 3/4	2 1/4	2 3/4	2 3/4	1 3/4	1 1/4	7 1/2
IV	2 1/4	2 1/2	2	3	2	2	7 3/4
III	2	2	1 3/4	2 3/4	1 3/4	1 3/4	6
II	1 1/2	1 1/2	1 3/4	1 1/2	1 1/4	1 1/2	3
I	1	1 1/4	1	1	1	1 1/4	1/2

Kasten in Ruhe.

No.	25	26	27	28	29	30	Zuwachs f. 6 Pflanzen
Urspr. Länge in mm	?	45	55	52	46	51	
XI	1	1	1	1	1	1	0
X	1	1 1/4	1	1	1	1	1/4
IX	1 1/4	1 1/2	1	1 1/2	1 1/4	1	1 1/2
VIII	1 1/4	1 3/4	1 1/2	1 1/2	1 1/2	1 1/4	2 3/4
VII	1 1/2	2	2	1 3/4	1 1/2	1 1/2	4 1/4
VI	1 1/2	2 1/4	2	2	2 1/4	1 3/4	5 3/4
V	2	3	3	3	2 3/4	2 1/4	10
IV	3	2	2 1/2	2 3/4	3	2 1/2	9
III	2 1/4	1 3/4	2 1/4	1 3/4	2 1/2	2 1/4	7
II	1 1/2	1 1/4	1 3/4	1 1/2	1 1/2	1 3/4	3 1/4
I	1	1	1 1/4	1 1/2	1	1	3/4

Tabelle 10.

Aussenkasten.

No.	1	2	3	4	5	6	Zuwachs f. 6 Pflanzen
Urspr. Länge in mm	75	61	76	60	57	65	
XI	1	1	1	1	1	1	0
X	1	1 1/4	1 1/4	1	1 1/4	1	3/4
IX	1 1/4	1 1/2	1 1/2	1	1 1/2	1	1 1/2
VIII	1 1/4	1 3/4	1 1/2	1 1/2	1 1/2	1 1/2	2 1/2
VII	1 1/2	1 3/4	2	1 1/2	1 3/4	1 1/2	4
VI	2	2	2 1/4	1 3/4	2 1/4	1 3/4	6
V	2 1/2	2	3	2	2 1/2	2 1/4	8 1/4
IV	2	2 1/2	2 1/2	2 1/2	2 3/4	2 1/4	8 1/4
III	2	1 3/4	2 1/4	2	1 3/4	2	5 3/4
II	1 1/2	1 1/4	2	1 3/4	1 1/2	1 1/2	3 1/2
I	1	1	1	1	1	1	0

Innenkasten.

No.	13	14	15	16	17	18	Zuwachs f. 6 Pflanzen
Urspr. Länge in mm	66	73	59		47	62	
XI	1	1	1		1	1	0
X	1	1 1/4	1 1/4		1	1	1/4
IX	1 1/4	1 1/4	1 1/2		1	1 1/4	1
VIII	1 1/4	1 1/2	1 3/4		1 1/4	1 1/2	2 3/4
VII	1 3/4	1 3/4	2		1 1/2	2	4 1/2
VI	2 1/2	2	2 1/4	ging schief	1 1/2	2 1/2	6 3/4
V	3	2	2 3/4		2	2 1/2	8 3/4
IV	2	2 3/4	2 1/4		1 3/4	2 1/4	7 1/2
III	1 3/4	2 1/2	1 3/4		1 1/2	1 3/4	5 1/2
II	1 1/2	1 3/4	1 1/2		1 1/2	1 1/2	3
I	1	1 1/4	1		1	1	1/4

Kasten in Ruhe.

No.	25	26	27	28	29	30	Zuwachs f. 6 Pflanzen
Urspr. Länge in mm	58	53	58	70	59	59	
XI	1	1	1	1	1	1	0
X	1	1 1/4	1 1/4	1 1/4	1	1	3/4
XI	1 1/4	1 1/4	1 1/4	1 1/2	1	1	1 1/4
VIII	1 1/2	1 1/2	1 1/2	1 1/2	1 1/4	1	2
VII	1 3/4	1 3/4	1 3/4	1 3/4	1 1/2	1 1/4	3 3/4
VI	1 3/4	1 3/4	2 1/4	2	1 3/4	1 1/2	5
V	2	2 1/2	2 3/4	3	2 1/4	1 3/4	8 1/4
IV	3	2 3/4	2 1/2	2 1/2	2 1/2	2	9 1/4
III	2 3/4	2 1/2	2 1/4	2 1/2	2 1/2	1 3/4	8
II	1 3/4	1 3/4	1 1/2	1 1/2	1 1/2	1 1/2	3
I	1 1/2	1 1/4	1	1	1	1	3/4

Tabelle 11.

Aussenkasten.

No.	1	2	3	4	5	6	7	Zuwachs f. 7 Pflanzen
Urspr. Länge in mm	24	24	22	26	28	30	36	
I	$2\frac{3}{4}$	3	$2\frac{1}{2}$	$2\frac{1}{2}$	$2\frac{3}{4}$	$3\frac{1}{2}$	3	$3\frac{1}{4}$
II	4	$3\frac{1}{2}$	3	$2\frac{3}{4}$	$3\frac{3}{4}$	4	5	8
III	5	$3\frac{3}{4}$	4	$3\frac{1}{2}$	$4\frac{3}{4}$	$4\frac{3}{4}$	5	$16\frac{3}{4}$
IV	4	$3\frac{1}{4}$	$3\frac{1}{4}$	$3\frac{1}{4}$	$3\frac{1}{2}$	$4\frac{1}{2}$	$4\frac{1}{2}$	$12\frac{1}{4}$
V	$3\frac{1}{4}$	$2\frac{3}{4}$	3	$2\frac{3}{4}$	$3\frac{1}{4}$	$3\frac{3}{4}$	$4\frac{1}{4}$	9
VI	3	$2\frac{1}{2}$	$2\frac{1}{2}$	$2\frac{1}{4}$	$2\frac{3}{4}$	$2\frac{3}{4}$	$3\frac{3}{4}$	$5\frac{1}{2}$
VII	$2\frac{1}{2}$	$2\frac{1}{4}$	$2\frac{1}{4}$	2	$2\frac{1}{2}$	$2\frac{1}{2}$	$3\frac{1}{4}$	$3\frac{1}{4}$
VIII	$2\frac{1}{4}$	2	2	2	$2\frac{1}{4}$	$2\frac{1}{4}$	$2\frac{3}{4}$	$1\frac{1}{2}$
IX	2	2	2	2	2	2	$2\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$
X	2	2	2	2	2	2	2	0
XI	etc.	etc.	2	etc.	etc.	etc.	etc.	

Innenkasten.

No.	13	14	15	16	17	18	19	Zuwachs f. 7 Pflanzen
Urspr. Länge in mm	24	22	24	32	26	32	40	
I	$2\frac{1}{2}$	$3\frac{1}{2}$	3	$4\frac{1}{2}$	3	3	$2\frac{1}{2}$	8
II	$2\frac{3}{4}$	5	$3\frac{1}{2}$	$4\frac{1}{2}$	$3\frac{1}{2}$	$3\frac{1}{2}$	3	$11\frac{3}{4}$
III	3	$4\frac{3}{4}$	4	4	4	$3\frac{1}{2}$	4	$13\frac{1}{4}$
IV	$2\frac{3}{4}$	$3\frac{3}{4}$	$3\frac{1}{4}$	$3\frac{3}{4}$	4	$3\frac{1}{2}$	$3\frac{1}{4}$	$10\frac{1}{4}$
V	$2\frac{1}{2}$	$3\frac{1}{4}$	$2\frac{3}{4}$	$3\frac{1}{4}$	$3\frac{1}{2}$	$3\frac{1}{4}$	3	$7\frac{1}{2}$
VI	$2\frac{1}{4}$	$2\frac{3}{4}$	$2\frac{1}{2}$	$3\frac{1}{4}$	$2\frac{3}{4}$	3	$2\frac{3}{4}$	$5\frac{1}{4}$
VII	$2\frac{1}{4}$	$2\frac{1}{2}$	$2\frac{1}{4}$	3	$2\frac{1}{2}$	$2\frac{1}{2}$	$2\frac{1}{2}$	$3\frac{1}{2}$
VIII	2	$2\frac{1}{4}$	2	$2\frac{3}{4}$	$2\frac{1}{4}$	$2\frac{1}{4}$	$2\frac{1}{4}$	$1\frac{3}{4}$
IX	2	2	2	$2\frac{1}{2}$	2	$2\frac{1}{4}$	2	$\frac{3}{4}$
X	2	2	2	$2\frac{1}{4}$	2	2	2	$\frac{1}{4}$
XI	etc.	2	etc.	etc.	etc.	etc.	etc.	0

Kasten in Ruhe.

No.	25	26	27	28	29	30	31	Zuwachs f. 7 Pflanzen
Urspr. Länge in mm	24	24	30	22	26	34	40	
I	4	$2\frac{1}{2}$	$3\frac{1}{4}$	4	4	$5\frac{1}{2}$	6	$15\frac{1}{4}$
II	$4\frac{3}{4}$	$3\frac{1}{4}$	5	$5\frac{1}{2}$	$4\frac{1}{2}$	$6\frac{1}{4}$	$5\frac{1}{2}$	$20\frac{3}{4}$
III	$4\frac{1}{4}$	4	5	$5\frac{1}{4}$	$4\frac{1}{2}$	$5\frac{1}{4}$	$5\frac{1}{2}$	$19\frac{3}{4}$
IV	$3\frac{1}{2}$	$3\frac{1}{4}$	$4\frac{1}{4}$	$4\frac{1}{2}$	4	5	5	$15\frac{1}{2}$
V	$2\frac{3}{4}$	3	4	$3\frac{1}{2}$	$3\frac{1}{4}$	$4\frac{1}{2}$	$4\frac{1}{4}$	$11\frac{1}{4}$
VI	$2\frac{1}{4}$	$2\frac{1}{2}$	$3\frac{1}{2}$	3	3	4	4	$8\frac{1}{4}$
VII	2	$2\frac{1}{4}$	$2\frac{3}{4}$	$2\frac{1}{2}$	$2\frac{3}{4}$	$3\frac{1}{2}$	$3\frac{1}{2}$	$5\frac{1}{4}$
VIII	2	2	$2\frac{1}{4}$	$2\frac{1}{4}$	$2\frac{1}{4}$	3	3	$2\frac{3}{4}$
IX	2	2	2	2	2	$2\frac{1}{2}$	$2\frac{3}{4}$	$1\frac{1}{4}$
X	2	2	2	2	2	$2\frac{1}{4}$	$2\frac{1}{2}$	$\frac{3}{4}$
XI	etc.	etc.	etc.	2	etc.	etc.	$2\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$

Tabelle 12.

Rotirende Kasten.

No.	37	38	39	40	41	42	43	Zuwachs f. 5 Pflanzen
Urspr.Länge in mm	61	55	73	57	53	75	77	
XI	1	1	1	1	1	1	1	0
X	1¼	1	1	1	1	1½	1¼	½
IX	1¼	1	1¼	1¼	1¼	1½	1½	¼
VIII	1½	1	1½	1½	1¾	1½	1½	2
VII	1¾	1¼	1¾	1½	1½	1¾	1¾	3
VI	2½	1½	2¼	2	1¾	2¼	2¼	5½
V	2¾	2	3	2¾	2¾	2¾	3	8½
IV	2¼	2¼	2½	2½	2¾	2½	2½	7½
III	2	2	1¾	2	2	1¾	1¾	4½
II	1¼	1½	1¼	1¼	1¼	1¼	1½	1½
I	1	1	1	1	1	1	1	0

Kasten in Ruhe.

No.	49	(50)	51	52	53	(54)	55	Zuwachs f. 5 Pflanzen
Urspr.Länge in mm	63	55	76	46	50	80	75	
XI	1	1	1	1	1	1	1	0
X	1	1	1	1	1	1	1¼	0
IX	1¼	1	1¼	1	1¼	1¼	1¼	1
VIII	1½	1¼	1½	1	1¼	1½	1½	1½
VII	1½	1½	2	1	1½	1¾	1¾	2½
VI	2	2½	2	1½	1¾	2	2½	4½
V	2½	3	2¾	2½	2¼		2¾	7½
IV	2¼	2	2¼	2½	2¼		2¼	6½
III	1½	2	2	2	1¾	10	1¾	4
II	1¼	4	1¼	1¼	1¼		1¼	1¼
I	1		1	1	1		1	0

Tabelle 13.

Rotirende Kasten.

No.	37	38	(39)	(40)	41	42	43	Zuwachs f. 5 Pflanzen
Urspr.Länge in mm	46	51	49	45	44	46	48	
XI	1	1	1	1	1	1	1	0
X	1	1¼	1¼	1	1	1	1	¼
IX	1	1¼	1½	1¼	1¼	1	1¼	½
VIII	1¼	1½	1¾	1¼	1¼	1	1½	1¼
VII	1½	2	2	1¾	1¾	1¼	1¾	3¼
VI	2	2½	2¼	2¼	2¼	1½	2½	5¼
V	3½	3¼		2¾	2½		3	9
IV	3½	2¾		3¼	2½	2¼	2½	8½
III	1¾	2	1¼		2¼	2	2	5
II	1½	1½		5¼	1	2	1¼	2¾
I	1	1			1	1¼	1	¼

Kasten in Ruhe.

No.	49	50	51	52	53	54	55	Zuwachs f. 5 Pflanzen
Urspr.Länge in mm	49	41	44	39	61	49	40	
XI	1	1	1	1	1	1	1	0
X	1¼	1	1	1	1	1	1	¼
IX	1¼	1	1	1	1¼	1½	1	½
VIII	1½	1¼	1	1	1½	1¾	1¼	1¼
VII	2¼	1¾	1¼	1¼	1½	1¾	1½	2
VI	2½	2¼	1½	1½	2½	2	2	5
V	3½	2½	1¾	2¼	2¾	2½	2¼	7¾
IV	3	3	3	2¾	2	3¼	3	9½
III	2	1¾	2	2	1½	2¾	2½	5¾
II	1½	1½	1½	1½	1½	2	1¾	3
I	1	1	1¼	1	1	1¼	1¼	½

Tabelle 14.

Rotirende Kasten.

No.	37	38	39	40	41	42	43	Zuwachs f. 6 Pflanzen
Urspr.Länge in mm	20		28	38	38	46	60	
I	2	undeutlich	3	2	3½	2	2¼	2¾
II	2¾		3¼	2¼	3¼	2¼	2¼	4¼
III	3½		3½	2¾	3¼	2½	2½	6
IV	3		3¼	2¾	3½	2¾	2½	5¾
V	3		3¼	2¾	3¼	2¾	3	6
VI	3		3¼	2½	3	2½	2½	4¾
VII	2½		3	2½	2½	2½	2½	3½
VIII	2¼		2¾	2½	2¼	2½	2½	3¼
IX	2		2½	2½	2¼	2½	2¼	2
X	2		2¼	2½	2¼	2¼	2¼	1¼
XI	2		2	2½	2	2	2¼	½
XII	2		2	2	2	2	2	0
XIII	2		2	2	2	2	2	0
XIV	etc.		2	etc.	etc.	etc.	etc.	

Kasten in Ruhe.

No.	49	50	51	52	53	54	55	Zuwachs f. 6 Pflanzen
Urspr.Länge in mm	30	32	38	38		38	44	
I	2½	?	2	3	undeutlich	2½	3	3½
II	2¾	3½	2½	3½		2¾	2¾	5¼
III	3	3½	3	3½		3	2¾	6½
IV	2½	3½	2¾	3¼		2¾	2¾	5½
V	2½	3¼	2¾	3		2¾	2½	4¾
VI	2¼	2¾	2½	2¾		2½	2½	3½
VII	2¼	2¾	2½	2¼		2½	2½	3
VIII	2¼	2½	2¼	2½		2¼	2¼	2
IX	2	2½	2¼	2½		2¼	2	1½
X	2	2¼	2¼	2½		2¼	2	1¼
XI	2	2	2	2¼		2	2	¼
XII	2	2	2	2¼		2	2	¼
XIII	2	2	2	2		2	2	0
XIV	etc.	etc.	etc.	etc.		etc.	etc.	

IV.

Zur Kritik der Methode des Gasblasenzählens an submersen Wasserpflanzen.

Von

Dr. Frank Schwarz

aus Graz.

Das Ausscheiden von Gasblasen aus angeschnittenen Wasserpflanzen wie Elodea, Ceratophyllum u. s. w. ist ein längst bekanntes Phänomen, worauf Sachs [1]) seine Methode basirte, durch Zählen der Gasblasen die relativen assimilatorischen Effecte verschieden wirksamer Lichtquellen zu messen. Pfeffer [2]), Wolkoff, A. Meyer u. A. haben nach ihm dieselbe Methode ebenfalls angewendet und immer befriedigende Resultate erhalten.

N. J. C. Müller [3]) wollte die Zulässigkeit dieser Methode ganz in Frage stellen, indem er behauptete, dass ausschließlich das Auffangen und Analysiren der ausgeschiedenen Gase ein richtiges Resultat geben könne. Dem entgegen zeigte Pfeffer [4]), dass das Blasenzählen nicht nur die bequemste, sondern auch genaueste Methode ist, wenn es sich einfach um die Abhängigkeit der Gasabscheidung von Strahlen verschiedener Brechbarkeit handelt; wollte man aber genaue relative Werthe für die Assimilationsthätigkeit selbst erhalten, so müsste das heraustretende Gas sowohl bei langsamem, als bei schnellem Blasenstrome die gleiche Zusammensetzung haben. Letzteres ist nun nicht ganz der Fall, indem die anderen in der Pflanze vorhandenen Gase sich durch Diffusion geltend machen und bei langsamem Blasenstrome die Werthe relativ zu hoch aus-

1) Bot. Zeitung 1864. p. 363.

2) Bot. Zeitung 1872. p. 425.

3) Jahrb. für wiss. Botanik. Bd. VI. 1868. p. 478—484.

4) Arbeiten des Würzburger Instituts. Bd. I (1871) p. 7, 51.

fallen. Die Kritik PFEFFER's sowie MÜLLER's beschränkte sich darauf zu zeigen, wie die Ungenauigkeit der Methode von den verschiedenen Mengen diffundirender Gase und diese wieder von den Absorptionsverhältnissen des umgebenden Wassers abhing.

Nach dem eben Gesagten kann es nun allerdings keine Frage sein, dass Absorptionsverhältnisse bei der Gasentwicklung eine Rolle spielen, und es war hiermit zu gleicher Zeit die Möglichkeit gegeben, dass noch andere Ursachen als die Kohlensäurezersetzung Gasströme erzeugen konnten. Es hat nun praktische Bedeutung, nachzuweisen, ob solche Ströme sich auch dann bemerkbar machen, wenn die aus der Kohlensäurezersetzung entstehenden Gasströme ausgeschlossen sind. Letztere entstehen nur unter der Bedingung, dass Kohlensäure in die Pflanze hinein diffundirt. Diffundiren nun andere Gase auf dieselbe Weise, so musste ebenfalls ein Überdruck im Innern und somit Blasenentwicklung stattfinden. Ferner konnte die verschiedene Zusammensetzung der Gasmengen im Innern und außerhalb der Pflanze die Ursache eines Gasdruckes sein. Analog wie ein mit Kohlensäure angefüllter dünnwandiger Kautschukballon in Luft anschwillt, weil die Luft als das specifisch leichtere Gas eben schneller hineindiffundirt als die Kohlensäure heraus. Schließlich war es noch denkbar, dass durch die Erwärmung des Pflanzentheiles Gasströme hervorgerufen wurden. Ohne auf eine nähere Discussion einzugehen, will ich nur erwähnen, dass derartige Ströme in der That von W. FEDDERSEN [1]) nachgewiesen worden sind. Sobald die eine Seite poröser Scheidewände (Platinschwamm, Kieselsäure) wärmer wird, als die andere, so entsteht in der Richtung von der kälteren zur wärmeren Seite eine Gasströmung, welche Erscheinung FEDDERSEN mit dem Namen der Thermodiffusion belegt. Dieselbe findet nach L. DUFOUR [2]) statt, sowohl wenn die durchgehenden Gase trocken, als wenn sie mit Feuchtigkeit beladen sind.

Bei Landpflanzen könnte ferner noch eine andere, ebenfalls von DUFOUR [3]) erkannte Erscheinung in Betracht kommen, dass nämlich bei der Diffusion von zwei Luftmengen verschiedener Dampftension durch eine poröse Scheidewand der stärkere Strom von der trockenen Luft zur feuchten hingeht. Die Arbeiten von N. J. C. MÜLLER [4]) und MERGET [5]) machen es wahrscheinlich, dass solche Ströme in der That an Landpflanzen vorhanden sind. Ich verzichte jedoch auf die Discussion dieser theilweise noch offenen Frage und beschränke mich darauf, zu untersuchen, ob an Wasserpflanzen wie Elodea, Ceratophyllum u. s. w. von der Kohlensäure-

1) POGGENDORF's Annalen der Physik und Chemie. 1873. Bd. 148. p. 302.

2) N. Arch. phys. nat. 1874. Bd. 49. p. 101—133.

3) l. c. p. 316—337. Die richtige Erklärung des Phänomens gab KUNDT in den Ann. der Physik und Chemie 1877. Neue Folge. Bd. 2. p. 17.

4) Bot. Untersuchungen. Bd. I. Heft 5 (1876) p. 380.

5) Compt. rend. 1873. Bd. 77. p. 1469 und ebenda 1874. Bd. 78. p. 884.

zersetzung unabhängige Gasströme vorhanden sind oder nicht. Meine in dieser Richtung unternommenen Versuche werden zeigen, dass dieselben nicht existiren.

Hing die Entstehung des inneren Druckes ausschließlich von der Kohlensäurezersetzung ab, so musste durch die Beseitigung der Kohlensäure aus dem Wasser der Gasblasenstrom verschwinden, ob nun die Pflanzen im directen oder diffusen Sonnenlichte standen. Die Entfernung der Kohlensäure aus dem Wasser gelang entweder durch Zusatz von Kalk- oder Barytwasser, oder indem man dieselbe in einem nur für Kohlensäure abgesperrten Gefäße durch die Pflanze selbst verbrauchen ließ. Im ersten Falle verband sich die im Wasser gelöste Kohlensäure mit dem Baryt- oder Kalkhydrat zu kohlensaurem Baryt resp. Kalk, und da die Pflanze nur dann assimiliren kann, wenn ihr freie Kohlensäure zu Gebote steht, so hört der Gasblasenstrom vollständig auf. Der kleine Überschuss von Kalk oder Baryt wirkte, wenn der Versuch nicht allzu lange ausgedehnt wurde, keineswegs schädlich auf die Pflanzen, denn wurden dieselben wieder in kohlensäurehaltiges Wasser versetzt oder durch Einleiten von Kohlensäure die vorhandenen Oxyde in Carbonate umgewandelt — so erschien der Blasenstrom jedesmal wieder. Die Blasen entstanden auch dann nicht in dem Kalk- oder Barytwasser, wenn man die Schnittfläche erneuerte. Also von einer Verstopfung der intercellularen Ausführungsgänge durch den entstandenen Niederschlag konnte nicht die Rede sein. Das Wasser, in welchem die Pflanzen beobachtet wurden, war entweder Leitungswasser oder Regenwasser, das ich vorher mit Luft geschüttelt und durch Einblasen von Athem reichlich mit Kohlensäure versorgt hatte.

Eine quantitative Bestimmung des zugesetzten Kalkes oder Baryts wurde nicht vorgenommen. Ich bereitete mir einfach eine gesättigte Lösung. Bei Zusatz von 4 ccm dieses Barytwassers oder 25—30 ccm Kalkwasser zu 250 ccm Regenwasser war meistens der nothwendige Überschuss von Kalk oder Barythydrat vorhanden.

Als Versuchsobjecte dienten mir Elodea canadensis oder Ceratophyllum submersum. An diesen Pflanzen wurde zuerst die Zahl der hervortretenden Blasen in Regenwasser bestimmt, dann die betreffende Menge Kalk- oder Barytwasser zugesetzt. Der Blasenstrom hörte nun entweder momentan auf oder es kamen in den nächsten 1—2 Minuten noch einzelne Blasen hervor. Nachdem die Pflanzen kürzere oder längere Zeit (nie über 30 Minuten) in diesem kohlensäurefreien Medium verweilt, wurden sie in reines Wasser gebracht (Versuch 1, 3, 4, 5) oder ein Überschuss von freier Kohlensäure durch Einleiten dieses Gases in die gekalkte oder mit Barytwasser versehene Flüssigkeit wieder hergestellt (Versuch 1, 2). Mit der Herstellung dieses Überschusses an Kohlensäure kam auch in ganz kurzer Zeit die Gasentwicklung wieder. Die Pflanzen standen während des Versuches an einem Südfenster und erhielten meist sehr helles Licht. Bei dem

Versuche No. 3 wurden sie direct von der Sonne beschienen. Das Licht blieb während eines Versuches immer constant.

Wie ich schon oben angedeutet, konnte die Kohlensäure auch noch auf einem anderen Wege aus dem Wasser entfernt werden. Ich nahm einen engen Glascylinder, in welchen eine beiderseits offene Glasröhre luftdicht eingesetzt wurde. Die Röhre war mit kaligetränkten Bimssteinstücken angefüllt. Auf diese Art konnte die zum Leben der Pflanze nothwendige Luft frei hindurchgehen, während die Kohlensäure durch das Kali absorbirt wurde. Der Glascylinder war nun mit zahlreichen Elodeastücken angefüllt, welche dazu dienten, die im Wasser enthaltene Kohlensäure zu absorbiren. Eine bestimmte Pflanze diente mir zur Beobachtung, indem ich die Zahl der Blasen als Maaß der Gasentwicklung annahm. Die Einzelheiten sind aus Versuch 6 ersichtlich.

Versuch 1. Elodea canadensis.

Beschaffenheit des Wassers	Zahl der Blasen in $^1/_2$ Min.	Beleuchtung	Temperatur	Zeit
250 ccm Regenwasser	sehr viele kleine Blasen	hell diffus	15.4°	9h
25 Ca $(HO)_2$ dazu . .	0	—	15.4°	9h 1 —9h 33
Leitungswasser . . .	54	—	15.2°	9h 35
Im vorigen Wasser mit Kalkzusatz . . .	0	—	15.4°	9h 40—9h 50
In das gekalkte Wasser CO_2 eingeleitet . .	26	—	16.4°	9h 56

Versuch 2. Elodea canadensis.

Beschaffenheit des Wassers	Zahl der Blasen in $^1/_2$ Min.	Beleuchtung	Temperatur	Zeit
250 ccm Regenwasser	68	hell diffus	15.4°	10h 20—10h 25
Zusatz von 4 ccm Ba $(HO)_2$	0	—	15.4°	10h 25—10h 33
Von 10h 33—36 CO_2 eingeleitet.	Blasen wiederkehrend	—	15.4°	10h 36
Nach längerem Einleiten von CO_2 . . .	67	—	15.4°	10h 40

Versuch 3. Elodea canadensis.

Beschaffenheit des Wassers	Zahl der Blasen in $^1/_2$ Min.	Beleuchtung	Temperatur	Zeit
250 ccm Regenwasser	78	Directes Sonnenlicht	18.2°	4h 12
25 ccm Kalkzusatz . .	0	—	19°	4h 14—4h 45
Leitungswasser . . .	76	—	18°	4h 47

Versuch 4. Ceratophyllum submersum.

Beschaffenheit des Wassers	Zahl der Blasen in $^1/_2$ Min.	Beleuchtung	Temperatur	Zeit
500 ccm Regenwasser	25	hell diffus	15.6°	10h 10
10 ccm Barytwasserzusatz	vereinzelte Blasen	—	15.8°	10h 12
Noch 5 ccm (15 ccm) Barytwasser . . .	0	—	16°	10h 20—10h 30
10h 30 in Leitungswasser	6	—	13°	10h 37

Versuch 5. Ceratophyllum submersum.

Beschaffenheit des Wassers	Zahl der Blasen in $^1/_2$ Min.	Beleuchtung	Temperatur	Zeit
750 ccm Regenwasser	24	diffus	14.8°	4h 49
75 ccm Kalkwasserzusatz	9	—	14.8°	4h 52
Noch 50 ccm Kalkwasser zugesetzt, also 125 ccm im Ganzen	0	—	14.6°	4h 56—5h 7
Leitungswasser . . .	bald wiederkehrend	—	14.8°	5h 7
Leitungswasser . . .	10	—	14.8°	5h 16

Versuch 6. Elodea canadensis.

Beschaffenheit des Wassers	Zahl der Blasen in $^1/_2$ Min.	Beleuchtung	Temperatur	Zeit
Das Wasser war durch	10	hell diffus	nicht gemessen	10h [1]
eine Röhre mit kaligetränkten Bimssteinstücken für CO_2 abgeschlossen. Luft konnte frei hinein.	6	—		10h 25
	5	—		12h 12
	3	Himmel bedeckt		3h
	0	diffus		5h
	0	—		5h 40
CO_2 eingeleitet.	wieder Blasen treibend	ziemlich schwach beleuchtet		6h

Wir ersehen also aus diesen Versuchen, dass die Gasblasenausscheidung nur dann zu Stande kommt, wenn die Pflanze Kohlensäure zersetzt. Weder die in die Pflanze diffundirenden Gase, noch die bei der Athmung gebildete kleine Menge Kohlensäure reicht hin, um den Blasenstrom hervorzurufen. Das hier Gesagte gilt sowohl für diffuses, als für directes Sonnenlicht.

1) Die angegebenen Zeiten bedeuten immer Stunden desselben Tages (mit Ausnahme des Versuches 8).

Im Anschluss an diese Versuche sei es mir erlaubt, eine von CLAUDE BERNARD[1]) gemachte Angabe zu berichtigen. Derselbe behauptet, dass bei Wasserpflanzen durch Chloroformiren die Assimilationsthätigkeit sogleich aufgehoben werde, während die Respiration fortdauere. In Folge dessen soll die Gasblasenausscheidung fast ganz aufhören und die nur in geringer Zahl gebildeten Gasblasen von der Athmung herrühren, wenn man in das Wasser, in welchem die Pflanzen leben, einen mit Chloroform getränkten Schwamm hineinthut. Die alsdann in sehr geringer Zahl erscheinenden Gasblasen sind nicht mehr Sauerstoff, sondern reine Kohlensäure (von der Athmung herrührend). Bringt man die chloroformirten Pflanzen wieder zurück in reines Wasser, so soll die Sauerstoffentwicklung (Kohlensäurezersetzung) wieder aufs Neue beginnen.

Im Gegensatz hierzu haben meine Versuche an Elodea und Ceratophyllum ergeben, dass die Blasenentwicklung nicht eher ganz aufhört, als bis die Pflanze soweit Schaden gelitten hat, dass sie auch in reines Wasser zurückversetzt zu Grunde geht.

Ich wiederholte in erster Linie die Versuche von CL. BERNARD, indem ich einen mit Chloroform getränkten Schwamm in das Wasser warf, in welchem sich die Pflanze befand. Nach $1^1/_2$ stündiger Wirkung war keine Herabminderung der Blasenzahl eingetreten (Versuch 7). Durch einen Schwamm mit Äther, welcher in gleicher Weise wirken musste, wurde in den ersten zwei Stunden ebenfalls keine Störung in der Gasentwicklung hervorgerufen. Erst nach 21stündiger Wirkung sah man die Zahl der Blasen von 15 auf 6 herabgemindert und nach $25^1/_2$ Stunden hörten sie ganz auf. Die Pflanze war vollkommen todt und weder das Erneuern der Schnittfläche, noch das Umsetzen in reines Wasser konnte den Blasenstrom wieder hervorrufen (Versuch 8).

Es stand mir ferner frei, den Versuch noch etwas zu modificiren. Statt des Schwämmchens mit Chloroform oder Äther wendete ich Wasser an, das mit diesen Körpern einige Zeit geschüttelt war. Es war hierbei die Verbreitung des Chloroforms resp. Äthers eine viel allgemeinere und in Folge dessen sehen wir auch ihre tödtende Wirkung viel schneller eintreten. In Versuch 9 hört der Blasenstrom nach $1^1/_4$ Stunden auf, um im Leitungswasser nicht wieder zu beginnen. Bei dem Wasser, welches mit Äther gesättigt war, hörte das Leben schon nach ganz kurzer Zeit auf (Versuch 10). Verwendete ich ein Gemisch von Leitungswasser mit Chloroformwasser, wurde die Blasenentwicklung ebenfalls binnen 40 Minuten auf $^1/_4$ herabgesetzt. Die Pflanze in reines Wasser gebracht, vermochte sich ebenfalls nicht wieder zu erholen (Versuch 11). In allen den Fällen, wo die Blasenentwicklung aufgehört hatte, sah man schon an der Missfärbung und theilweisen Entfärbung der Pflanze, dass wir es mit keinem normalen,

1) Leçons sur les phénomènes de la vie. 1878. p. 278, 279.

sondern einem pathologischen Zustande zu thun haben. Die Angaben von Claude Bernard entsprechen also nicht dem wahren Sachverhalt.

Versuch 7. Ceratophyllum submersum.

Beschaffenheit des Wassers	Zahl der Blasen in 1/2 Min.	Beleuchtung	Temperatur	Zeit
Leitungswasser . . .	69	hell diffus	18.6°	3h 50
Ein Schwamm m. Chloroform getränkt in das Wasser . . .	69	—	18.6°	3h 55
—	67	directe Sonne	25°	5h

Bis 5h 20 keine Verlangsamung in der directen Sonne.

Versuch 8. Elodea canadensis.

Beschaffenheit des Wassers	Zahl der Blasen in 1/2 Min.	Beleuchtung	Temperatur	Zeit
Leitungswasser . . .	15	diffus	14°	3h 24
Ein Schwamm m. Äther getränkt in d. Wasser	15	—	14°	3h 37
—	15	—	14°	3h 50
—	15	etwas gedämpftes Licht	15.6°	5h 34 ab
—	6	diffus	15.4°	12h 20 m des nächsten Tages
—	0	—	—	5h 10 ab

Versuch 9. Elodea canadensis.

Beschaffenheit des Wassers	Zahl der Blasen in 1/2 Min.	Beleuchtung	Temperatur	Zeit
Leitungswasser . . .	20	diffus	15.6	10h 17
Leitungswass. m. Chloroform geschüttelt .	25	—	15.6	10h 20
—	39	—	15.6	10h 23
—	36	—	15.8	10h 25
—	12	—	15.8	10h 28
—	8	—	16.2	10h 34
—	3	—	16.2	10h 37
—	4	—	16.2	10h 39
—	3	—	16.2	10h 42
—	2	—	16.2	10h 59
—	hie und da eine Blase	—	16	11h 10
			15.8	11h 30—12h
—	0	—		
Leitungswasser . . .	0	—	16.6	12h—2h 35

Versuch 10. Elodea canadensis.

Beschaffenheit des Wassers	Zahl der Blasen in 1/2 Min.	Beleuchtung	Temperatur	Zeit
Leitungswasser . . .	52	diffus	15.8	11h 50
Wasser mit Äther geschüttelt	0	—	16.6	11h 53
Leitungswasser . . .	0	—	15.8	12h 22—2h 45

Versuch 11. Elodea canadensis.

Beschaffenheit des Wassers	Zahl der Blasen in 1/2 Min.	Beleuchtung	Temperatur	Zeit
Leitungswasser . . .	11	hell diffus	14.6°	9h 3
—	22	—	14.6°	9h 6
2/5 Leitungs-, 3/5 Chloroformwasser . .	11	—	14.6°	9h 7
—	8	—	15°	9h 17
—	6	—	15.4°	9h 37
—	3	—	15.6°	9h 42
Leitungswasser . . .	—	—	12.6°	9h 47
—	3	—	13°	9h 56
—	2	—	13°	10h 2

V.

Über Wärmebildung durch intramolekulare Athmung der Pflanzen.

Von

Dr. Jakob Eriksson

aus Stockholm.

Allgemeiner Theil.

Dass bei höheren Pflanzen oft eine mit Thermometer messbare, zuweilen eine sehr beträchtliche Selbsterwärmung stattfindet, ist eine längst bekannte Thatsache, die schon im vorigen Jahrhundert, 1777, von J. B. DE LAMARCK [1]) im Blüthenkolben von Arum italicum beobachtet wurde. Die Verbreitung im Pflanzenreiche und die Natur dieser Erwärmung ist seitdem von vielen Forschern, z. B. J. SENNEBIER [2]), TH. DE SAUSSURE [3]), H. R. GÖPPERT [4]), G. VROLIK und W. H. DE VRIESE [5]), H. J. DUTROCHET [6]),

1) J. B. DE LAMARCK, Encyclopédie méthodique. Botanique. T. 3. Paris (et Liège) 1789.

2) J. SENNEBIER, Physiologie végetale. T. 3. Genèvres 1800.

3) TH. DE SAUSSURE, De l'action des fleurs sur l'air et de leur chaleur propre. Ann. d. chim. et d. phys. T. 21. Paris 1822. p. 279.

4) H. R. GÖPPERT, Über Wärmeentwickelung in der lebenden Pflanze. Ein Vortrag, gehalten zu Wien am 18. September 1832 in der Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte. Wien 1832.

5) G. VROLIK et W. H. DE VRIESE, Recherches sur l'elevation de la température du Spadice du Colocasia odora. Ann. d. sc. nat., Botan., Sér. 2. T. 5. Paris 1836. p. 134; Nouvelles expériences sur l'élévation de température du Spadice d'une Colocasia odora. Ebenda T. 11. 1839. p. 65; und Nouvelles expériences sur les changements que subit l'atmosphère pendant le développement de la température élevée dans un Spadice de Colocasia odora. Ebenda T. 14. 1840. p. 359.

6) H. J. DUTROCHET, Recherches sur la température propre des végétaux. Ann. d. sc. nat., Botan., Ser. 2. T. 12. Paris 1839. p. 77; und Recherches sur la chaleur propre des êtres vivans à basse température. Ebenda T. 13. 1840. p. 5.

L. GARREAU [1]), R. CASPARY [2]), J. SCHMITZ [3]), J. WIESNER [4]), O. HOPPE [5]) u. A. genauer untersucht. Bis zu 20—30° C. geht sie bei dem Blüthenkolben der Aroideen, ist aber bei anderen Blüthenständen und bei keimenden Samen, noch mehr bei grünen Vegetationsorganen, im Allgemeinen nur gering.

Dass diese Selbsterwärmung mit der Sauerstoffathmung im engsten Zusammenhang steht, wies zuerst SAUSSURE 1822 in seiner eben citirten Abhandlung nach. Dafür liefern auch alle späteren Untersuchungen, besonders die von GARREAU, Bestätigung. Bis dahin liegt aber keine experimentelle Prüfung vor, ob nicht durch diejenigen molekularen Umsetzungen, die mit dem Namen der intramolekularen Athmung bezeichnet werden, eine messbare Wärmebildung zum Vorschein kommt. Unter der intramolekularen oder inneren Athmung versteht man, wie bekannt, im Inneren eines Pflanzenkörpers bei möglichst vollständigem Abschluss von freiem Sauerstoff vor sich gehende molekulare Umlagerungen, die sich durch Entwickelung von Kohlensäure, Alkohol und noch anderen Producten kundgeben. Dass derartige Umlagerungen in der Pflanzenzelle vorkommen, geht schon aus älteren Untersuchungen, wie denen von M. BÉRARD [6]) über die Athmung der Früchte und von SAUSSURE [7]) über die Keimung stärkehaltiger Samen hervor. Gewöhnlich wird indess diesen alten Beobachtungen keine physiologische Bedeutung beigelegt, und die Geschichte über diese Frage nicht weiter als bis zu Anfang 1870 zurückgeführt. Von der Zeit an ist die Frage mehrfach bearbeitet und discutirt worden, und wir wissen also jetzt, besonders nach den Untersuchungen von G. LECHARTIER und F. BELLAMY [8]), L. PASTEUR [9]) und

1) L. GARREAU, Memoires sur les relations qui existent entre l'oxigène consommé par le Spadice de l'Arum italicum en etat de paroxysme et la chaleur qui se produit. Ann. d. sc. nat., Botan., Sér. 3. T. 16. Paris 1851. p. 250.

2) R. CASPARY, Über Wärmeentwickelung in der Blüthe der Victoria regia. Ber. üb. d. Verhandl. d. K. Pr. Ak. d. Wiss. zu Berlin. 1855. p. 711.

3) J. SCHMITZ, Über die Eigenwärme der Pflanzen. Homburg v. d. Höhe. 1870.

4) J. WIESNER, Gang der Temperatur und Ursachen der Erwärmung beim Keimen. Landw. Vers.-Stat., Bd. 15. Berlin 1872. S. 135.

5) O. HOPPE, Beobachtungen der Wärme in der Blüthenscheide einer Colocasia odora. Nov. Act. d. K. Leop.-Car.-Deutsch. Ak. d. Naturf., Bd. 41. P. 1. No. 4. Halle 1879—80.

6) M. BÉRARD, Memoire sur la maturation des fruits. Couronné par l'Acad. de Sc. à Paris. Ann. d. chim. et d. phys., T. 16. Paris 1821. p. 180.

7) TH. DE SAUSSURE, De l'alteration de l'air par la germination. Mém. d. la Soc. d. Phys. et d'Hist. nat. de Genève. T. 6. Genève 1833. p. 545; theilweise abgedruckt in Ann. d. sc. nat., Bot., Sér. 2. T. 2. Paris 1834. p. 270.

8) G. LECHARTIER et F. BELLAMY, Étude sur les gaz produits par les fruits. Compt. rend., T. 69. Paris 1869. p. 356, und: Sur la fermentation des fruits. Ebenda p. 466 und T. 75. 1872. p. 1203 und T. 79. 1874. p. 1006.

9) L. PASTEUR, Faites nouveaux pour servir à la connaissance de la théorie des fer-

O. Brefeld [1]), dass die intramolekulare Athmung der Gewebezellen höher organisirter Gewächse ein der Gährung der Gährpilze ähnlicher, nur weniger intensiver Umsetzungsprocess ist. Rücksichtlich der Beziehung der intramolekularen zur normalen Athmung hat zuerst W. Pfeffer [2]) hervorgehoben, dass jene als ein jeder normalen Athmung vorangehender Process anzusehen ist. J. Wortmann [3]), der in den ersten 6—7 Versuchsstunden gleiche Volumina Kohlensäure durch Keimlinge von Faba vulgaris producirt fand, nimmt an, dass die gesammte in dem normalen Athmungsprocess hervorgebrachte Kohlensäure das alleinige Product der intramolekularen Thätigkeit sei. Ohne näher auf das Causalverhältniss zwischen intramolekularer und normaler Athmung einzugehen, drängen sich jedoch die Fragen auf:

1. Findet durch die intramolekulare Athmung der Pflanzen eine messbare Wärmebildung statt oder nicht?

2. Wenn es eine solche Wärmebildung giebt, wie lange hält dieselbe an?

Zur Erledigung dieser Fragen wurden im Laufe des Sommers 1880 in dem botanischen Institute zu Tübingen die hier zu beschreibenden Versuche mit Blüthenständen von Aroideen wie mit Blüthen anderer Pflanzen, mit reifen Früchten, mit keimenden Samen und endlich mit Hefezellen (Saccharomyces cerevisiae) angestellt. Auf die nähere Betrachtung der daraus gewonnenen Ergebnisse will ich erst dann näher eingehen, nachdem ich das Verfahren bei den Versuchen beschrieben habe. Vorläufig sei doch schon hier erwähnt, dass bei der ohne Luftzutritt gährenden Hefe eine sehr beträchtliche Erwärmung eintritt, während bei den ohne Luftzutritt athmenden Keimpflanzen, Blüthen und Früchten eine nur sehr geringe, sicher aber, wovon unten näher, aus den molekularen Umlagerungen entstammende Wärmebildung beobachtet wird.

Dass bei der ohne sowie mit Luftzutritt gährenden Hefe eine ansehnliche Erwärmung stattfinden möchte, war wohl nach der vorhandenen Literatur zu vermuthen. Die Selbsterwärmung einer gährenden Flüssigkeit ist ja eine längst bekannte Thatsache [4]). Freilich fehlte aber bis dahin der exacte Nachweis, dass dieselbe auch ohne Sauerstoffzutritt zu Stande kommt. Noch weniger ist über die Wärmebildung durch die intramolekulare Athmung der

---

mentations proprement dites. Compt. rend. T. 75. 1872. p. 784; und Note sur la production de l'alcool par les fruits. Ebenda p. 1054.

1) O. Brefeld, Über Gährung. III. Vorkommen und Verbreitung der Alkoholgährung im Pflanzenreiche. Landw. Jahrb. Bd. 5. Berlin 1876. p. 284.

2) W. Pfeffer, Das Wesen und die Bedeutung der Athmung in der Pflanze. Landw. Jahrb. Jahrg. 7. 1878. Berlin. p. 805.

3) G. Wortmann, Über die Beziehungen der intramolekularen zur normalen Athmung. Arb. d. Bot. Instit. in Würzburg. Bd. 2. H. 3. Leipzig 1880. S. 500.

4) Man vergl. z. B. O. Brefeld a. a. O. p. 300. Anm.

Gewebezellen höherer Pflanzen aus der Literatur zu entnehmen. Die fast einzige auf Beobachtung gestützte Angabe hierüber findet sich bei Pasteur [1]), der die Erwärmung von einigen Früchten und fleischigen Wurzeln, denen die Zufuhr von freiem Sauerstoff abgeschnitten war, beobachtet zu haben meint. Diese Erwärmung machte sich schon dadurch bemerklich, dass die Wände des Gefäßes, in welchem die Pflanzentheile abgesperrt waren, sich mit Wassertröpfchen beschlugen, war aber bisweilen auch durch das Gefühl wahrnehmbar, wenn man abwechselnd diejenige Seite des Gefäßes, die mit dem Untersuchungsobjecte in Contact war, und die entgegengesetzte Seite mit der Hand berührte.

Für Blüthen, kleinere Früchte, Samenkeime und theilweise auch für Hefe benutzte ich folgenden Apparat (Fig. 1). Ein Glasgefäß (*a*) von ungefähr 125 ccm Volum war z. B. mit Erbsenkeimen gefüllt. Oben und unten war das Gefäß zu einem kurzen Hals verengert. In dem oberen Halse war ein Thermometer mit der Quecksilberkugel bis in die Mitte des Gefäßes geführt, im unteren war eine Gasableitungsröhre, beide mit sehr gut schließenden Kautschukkorken, eingepasst. Vom oberen Halse ging eine Gaszuleitungsröhre aus. Diese Röhre stand durch einen Kautschukschlauch mit einem Apparate für Wasserstoffentwicklung in Verbindung. Das Wasserstoffgas wurde, als dem Leben überhaupt unschädlich, anderen Gasen, z. B. der Kohlensäure, vorgezogen. Zur Entwicklung des Wasserstoffgases wurde nach dem Principe der Döbereiner'schen Zündmaschine ein mit Zinkstückchen gefüllter Cylinder in verdünnte Schwefelsäure getaucht. Dieser war unten offen, oben mit Glashahn zur Regulirung der Schnelligkeit des Gasstromes geschlossen (vergl. Fig. 2 bei *a*, p. 111). Die Ableitungsröhre des Samengefäßes wurde mit ihrem unteren Ende unter Quecksilber getaucht, doch nicht tiefer als nothwendig, damit das Entweichen des hinausstrebenden Gases möglichst wenig verhindert werden möchte. Durch das an einem Stative festgeschraubte Gefäß wurde jetzt eine halbe Stunde hindurch ein kräftiger Strom von mit übermangansaurem Kali gereinigtem Wasserstoffgas geleitet. Nach dieser Zeit war in der Luft des Gefäßes kein Sauerstoff mehr mit Phosphor nachweisbar. Um dieses zu prüfen, wurde an einem mit Keimen gefüllten Gefäß anstatt der engen Ableitungsröhre eine weitere eingepasst, Wasserstoff eine halbe Stunde durchgeleitet, die Zuleitungsröhre mit einer Klemme geschlossen und so ein auf einem Eisendrath festgesetztes Stückchen Phosphor von unten her durch die mit Quecksilber abgesperrte Ableitungsröhre eingeführt. Weder jetzt noch in einem am folgenden Tage wiederholten Versuche mit demselben Gefäße leuchtete im dunklen Zimmer das Phosphorstückchen, das in atmosphärischer Luft sowohl vor als nach dem Versuche ein starkes Leuchten zeigte. Das eingeleitete Wasserstoffgas enthielt wohl unvermeidlich Spuren von Sauerstoff, die jedoch schnell von den Versuchsobjecten consumirt wurden

1) L. Pasteur, Études sur la bière. Paris 1876. p. 261.

und deshalb keine dauernde Erwärmung erzeugen konnten. Nach einer halben Stunde wurde mit dem Durchleiten von Wasserstoff aufgehört, der Kautschukschlauch der Zuleitungsröhre mit einer Klemme geschlossen und das Blüthengefäß neben dem Quecksilbergefäß an einem Stative auf einem Holzbrette placirt.

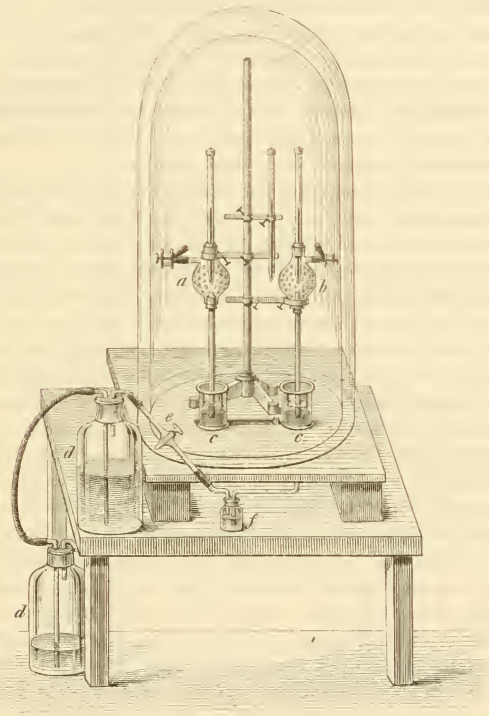


Fig. 1.

a Gefäß der todten, *b* Gefäß der lebendigen Keime; *cc* Sperrgläser mit Quecksilber und Wasser; *dd* Aspirator; *e* Glasröhre mit Hahn; *f* Zwischengefäß mit Wasser. Die die Keimgefässe umschliessenden Baumwollehüllen sind in der Figur nicht gezeichnet.

Zum Vergleiche wurde ein anderes Gefäß mit getödteten Keimen gefüllt und dann auf dieselbe Weise behandelt, nur mit dem Unterschiede, dass das Einleiten von Wasserstoffgas nur etwa eine Viertelstunde fortgesetzt wurde. Die in diesem Gefäße befindlichen Keime waren durch Kochen in Wasser getödtet, und in das kochende Wasser war ein wenig Salicylsäure eingestreut worden, um die Entwickelung von Bacterien, die selbst Wärme produciren können, möglichst zu verhindern. Als Ver-

gleichsobject wurden in den Versuchen mit Blüthenständen und mit kleineren Früchten erbsengroße, mit salicylsäurehaltigem Wasser gekochte Fließpapierkügelchen, in denen mit größeren Früchten größere solcher Kügelchen gebraucht. Auch das Vergleichsgefäß wurde, oben mit Klemme und unten mit Quecksilber geschlossen und mit Thermometer versehen, an dem Stative in derselben Höhe wie das andere placirt. Alle zwei Gefäße wurden endlich mit doppelten Hüllen von Baumwolle umwickelt. Zwischen den beiden Gefäßen wurde ein drittes Thermometer ohne umgebendes Gefäß frei eingesetzt. Sämmtliche Thermometer (von Geissler in Bonn), in Zehntelgrade getheilt, waren vorher bei verschiedenen Temperaturen mit einander sehr genau verglichen. Über das Ganze wurden zwei über einander passende Glasglocken gestülpt.

Mit dieser Zusammenstellung war es nach einiger Übung möglich, eine constante Temperatur zu erreichen. Zeigte das freistehende Thermometer ein beginnendes Steigen der Lufttemperatur der inneren Glocke, so wurde durch einige Alkoholtropfen an der Wölbung der äußeren Glocke eine angemessene Abkühlung zu Stande gebracht. Fing dagegen das Thermometer zu sinken an, so wurde durch Berührung mit den Händen die äußere Glocke ein wenig erwärmt. Auf diese Weise konnte ich in einem gegen Nord gelegenen Zimmer, wo für eine möglichst gleichmäßige Zimmertemperatur gesorgt wurde, die Temperatur der inneren Glocke mehrere Stunden hindurch bis auf $^1/_{10}{}^\circ$ C. constant halten [1]). In dem untergeschobenen Holzbrette war vorher eine Spalte so ausgeschnitten, dass durch dieselbe eine oder zwei Röhren für späteres Luftdurchleiten eingeführt werden konnten. Waren nämlich nach einer Zeit die sämmtlichen Thermometer so eingestellt — beispielsweise eine Stunde ganz constant stehen geblieben —, dass die Wärmebildung des vorhandenen Materials sicher entschieden werden konnte, so wurde Luft mit einem Aspirator durchgesaugt. Die beim Luftzutritt schnell eintretende Temperaturerhöhung wurde oft bis zu ihrem Maximum verfolgt. Damit war der noch lebendige Zustand der Keime u. s. w. sicher gestellt.

Mit dem eben beschriebenen Apparate wurden, wie schon gesagt, sämmtliche Versuche mit keimenden Samen, mit Blüthen und theilweise auch mit Früchten ausgeführt, und zwar nicht nur zur Beantwortung der Frage, ob eine Wärmebildung durch die intramolekulare Athmung zum Vorschein kommt, sondern auch um zu entscheiden, wie lange diese Wärmebildung fortdauert. Für die Versuche mit größeren Früchten, z. B. Kirschen, besonders aber für die mit gährender Hefe wurde ein größeres und,

1) Anfangs wurde für diese Versuche eine tubulirte Glasglocke benutzt, die auf einen aus Zink verfertigten Heizapparat gestellt wurde und wo ich mit einem Thermoregulator eine Temperaturgleichmäßigkeit zu erreichen suchte. Diese Zusammenstellung zeigte sich indessen aus mehreren Gründen, besonders um der Wärmeausstrahlung des Heizapparates willen für unseren Zweck nicht passend.

was die Hefe betrifft, mit anderen Zu- und Ableitungseinrichtungen versehenes Gefäß benutzt. Dieses Gefäß hatte ein Volumen von etwa 500 ccm. Für die Gährungsversuche war der Apparat in der durch Fig. 2 veranschaulichten Weise zusammengestellt. Die Zuleitungsröhre des Hefegefäßes

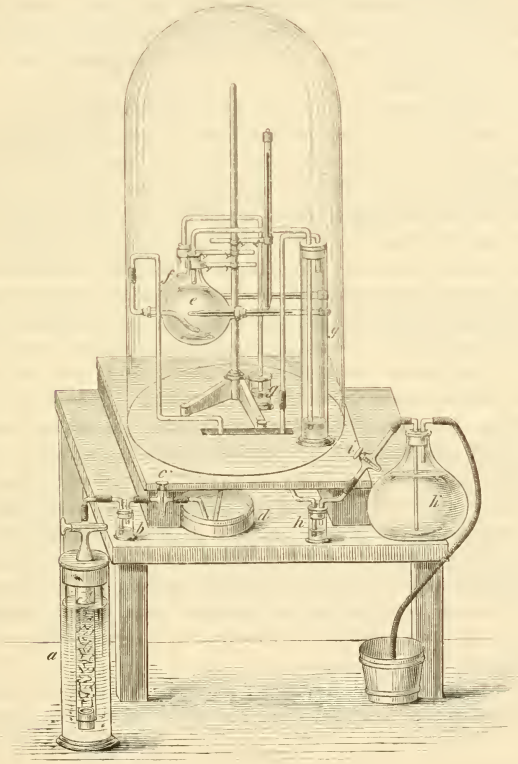


Fig. 2.

a der Apparat für Wasserstoffentwicklung; *b* Waschgefäß mit übermangansaurem Kali; *c* Glasröhre mit Hahn; *d* Abkühlungsgefäß mit Wasser; *e* Gefäß mit Gährflüssigkeit; *f* Vergleichsgefäß mit Wasser; *gg* Sperrgefäße; *h* Zwischengefäß mit Wasser; *i* Glasröhre mit Hahn; *k* Aspirator. — Die umgewickelten Baumwollenhüllen sind in der Figur nicht gezeichnet.

war mit dem Apparate für Wasserstoffentwicklung, die Ableitungsröhre desselben mit einem Aspirator verbunden. In jeder Röhrenleitung war eine mit eingeschliffenem Hahne versehene Glasröhre eingeschaltet. Ohne dass der Apparat aus einander genommen zu werden brauchte, konnten mit dieser Zusammenstellung die durchlaufenden Gasströme ge-

wechselt werden. So leitete ich in dem Versuche XVII (siehe experimentellen Theil) abwechselnd Wasserstoff und Luft und in dem Versuche XVIII umgekehrt Luft und Wasserstoff durch das mit Gährungsflüssigkeit ganz gefüllte Gefäß, und konnte auf diese Weise die Wärmebildung der mit und der ohne freien Sauerstoff gährenden Hefe vergleichend und möglichst genau bestimmen. Für diese Versuche wurde eine nicht zu concentrirte Gährflüssigkeit gewählt, damit sich das Erwärmungsmaximum so lange wie möglich halten möchte.

Viel einfacher wurde der Apparat zusammengestellt, wenn es nur die Frage galt, das Wärmebildungs-Maximum einer ohne Sauerstoffzutritt gährenden Flüssigkeit zu bestimmen (Versuche XV und XVI). Um einen sauerstofffreien Raum zu erhalten, war das Gährgefäß bis zur vollständigen Fülle mit Gährflüssigkeit voll gemacht und mit nur einer Röhre versehen, die für Ableitung der Gährproducte bestimmt war. Diese Ableitungsröhre tauchte mit ihrem freien Ende in das zur gleichzeitigen Aufsammlung der aus dem Gährgefäß übergährenden Flüssigkeit bestimmte, ziemlich hohe Sperrgefäß. Als Material für diese Gährversuche diente ganz frische gährende Hefe, die aus einer Bierbrauerei bezogen wurde. Diese Hefe, auf einige offene Glasgefäße vertheilt, wurde mit viel Wasser über Nacht stehen gelassen und am zweiten oder dritten Tage eine bestimmte Menge der zum Gefaßboden abgesetzten Hefenmasse nach dem Abgießen des Wassers abgewogen. Außer der Hefe wurden endlich gewisse Mengen von Rohrzucker und sauerstofffreiem Wasser abgewogen. Um das Wasser sauerstofffrei zu machen, schüttelte ich dasselbe am Abend vor dem Versuchstage mit Hefe [1]) und ließ es so in geschlossenem Gefäß über Nacht ruhig stehen. In den verschiedenen Versuchen wurden verschiedene Mengen der genannten drei Mischungstheile, Hefe, Zucker und Wasser, gewonnen, und bekam ich demnach verschiedene Temperaturerhöhungen. Als Vergleichsobject wurde in diesen Versuchen gewöhnliches Wasser gebraucht.

Gehen wir jetzt zu den Resultaten über, die aus den im experimentellen Theile genauer beschriebenen Versuchen gewonnen wurden, so finden wir:

Im Versuche	bei Keimpflanzen von	den aus der intramolekularen Athmung entspringenden Temperaturüberschuss zu:
I	Hordeum vulgare . . .	0,2° C.
II	Raphanus sativus . . .	0,2° C.
III	Ervum Lens.	0,2° C.
IV	Trifolium pratense . . .	0,1° C.
V	Avena sativa	0,1° C.
VI	Cannabis sativa	0,1° C.

1) Man vergl. z. B. P. SCHÜTZENBERGER, Die Gährungserscheinungen. Internat. wiss. Bibliothek Bd. 23. Leipzig 1876. p. 96.

Im Versuche	bei Blüthenständen von	den aus der intramolekularen Athmung entspringenden Temperaturüberschuss zu:
VII	Arum maculatum { Keulen	0,3° C.
	Arum maculatum { Blüthen	0,2° C.
VIII	Rheum hybridum	0,1° C.
IX	Isatis tinctoria	0,1° C.
X	Thalictrum aquilegifolium	0,2° C.
XI	Achillaea millefolium . .	0,1° C.
XII	Pimpinella magna . . .	0,1° C.
	bei Früchten:	
XIII	Kirschen	0,2° C.
XIV	Ribes alpinum	0,1° C.

Bei eintretender normaler Athmung stieg dieser Überschuss in den verschiedenen Versuchen verschieden hoch, so z. B. in VII zu 16,5° resp. 12,9°, in II zu 5,7°, in IX zu 2,8°, in XIII zu 0,5° u. s. w.

In den Hefe-Versuchen fand ich:

Im Versuche	Hefe Gew.-Th.	Wasser Gew.-Th.	Zuckergehalt in Gew.-Proc.	das Wärmebildungsmaximum der in geschlossenem Raume gährenden Hefe
XV mit	1	5	10	3,9° C.
XVI -	1	10	10	1,7° C.

und eine gleiche Temperaturerhöhung ergab sich in den Versuchen XVII und XVIII, sowohl wenn zuerst Wasserstoff und dann Luft durch die gährende Flüssigkeit geleitet (Versuch XVII), oder wenn die umgekehrte Reihenfolge (Versuch XVIII) eingehalten wurde.

Die zweite unserer vom Anfange an aufgestellten Fragen, wie lange die bei der intramolekularen Athmung stattfindende Wärmebildung fortgeht, wurde dadurch leicht ermittelt, dass einige Versuche mehrere Tage hindurch verfolgt wurden. Auf diese Weise fand ich:

Im Versuche	bei Keimpflanzen von	das Fortdauern der Wärmebildung durch die intramolekulare Athmung während
XX	Ervum Lens . . .	6 Tagen
XXI	Fagopyrum esculentum	2 -

Nach dieser Zeit, am 7. resp. 3. Tage, stellten sich die Thermometer der lebendigen und der todten Keime ganz gleich ein, weil offenbar die intramolekulare Athmung zu gering geworden war. Ganz erloschen war nämlich das Leben jener noch nicht, was daraus hervorging, dass beim Durchleiten von Luft die Temperatur im Gefäß noch ein wenig in die Höhe ging.

Gehen wir jetzt zur näheren Erwägung dieser Resultate, so haben wir zuerst daran zu erinnern, dass der Wärmezustand einer Pflanze von verschiedenen Umständen abhängt: 1. Insolation und überhaupt Wärme-

zufuhr von außen, 2. Wärmebildung im Innern und 3. Abkühlungsfactoren. Die Ursachen einer Wärmebildung im Innern der Pflanze können an und für sich mehrfacher Art sein. Hierher gehört die Wärmebildung durch Athmung und vielleicht noch andere chemische Processe, ebenso die durch Condensation bei Wasserimbibition und möglicher Weise durch Reibung von strömendem Wasser entstehende Wärme. Als abkühlende Ursache, und zwar eine sehr ausgiebig thätige, ist die Transpiration zu nennen. Dieselbe bewirkt, dass die Pflanzen sehr gewöhnlich kälter als die umgebende Luft erscheinen, weil die Abkühlung die Wärmebildung überwiegt, und es muss deshalb in vielen Fällen, wie zuerst Dutrochet zeigte, die Transpiration unterdrückt werden, wenn die Eigenwärme hervortreten soll.

Zu den abkühlenden Factoren gehören ferner die Ausstrahlung und die Ableitung von Wärme. Zum relativen Vermindern der abkühlenden Factoren trägt die in unseren oben beschriebenen Versuchen benutzte Methode der Anhäufung des Materials und die der Umhüllung mit Baumwolle wesentlich bei.

Durch Anhäufung von z. B. Wärme erzeugenden Samenkeimen wird die Ausstrahlung der Wärme jedes einzelnen Keimes, also der Wärmeverlust desselben, relativ geringer. Jeder Keim erwärmt sich ein wenig über die umgebende Atmosphäre, die Keime des nächst äußersten Kreises sind von einer wärmeren Atmosphäre als die des äußersten umgeben und nehmen deshalb bei Production eines gleichen Temperaturüberschusses eine höhere Temperatur an. Nach innen steigt also in jeder folgenden Samenschicht die durch das Thermometer angezeigte Temperatur. Zugleich ist zu beachten, dass mit der Temperatur auch die Athmung steigt, dass also mit der Anhäufung der jedem einzelnen Keime entstammende Temperaturüberschuss ein wenig erhöht werden dürfte. Die Vortheile dieser Methode [1]) sah schon Göppert ein, indem er dieselbe für die Untersuchung von Wärmebildung der Pflanzen einführte. Dass die Temperatur höher steigt, je größer die Quantität des angewendeten Materials ist, erklärt ja auch, wie nach Göppert 2—3 Pfund Erbsenkeime eine Temperaturerhöhung von 7,5° bis 8,8° C. gaben, während J. v. Sachs [2]) dieselbe für 100—200 Erbsenkeime zu 1,5° bestimmte. Für eine Flüssigkeit wird die Bedeutung der Anhäufung in so weit reducirt, als sich hier die Temperatur durch Mischung leichter ausgleicht, doch hat natürlich auch hier die Masse Einfluss, weil ja die strahlende (Wärme abgebende) Oberfläche relativ geringer wird.

---

1) Die von Dutrochet, Ann. d. sc. nat., Bot., Sér. 2. T. 13. Paris 1840. p. 19—23, gegen diese Anhäufungsmethode gemachten Einwürfe, die beobachtete Wärme beruhe nicht auf einer Selbsterwärmung der Samen, sondern auf einer »interstitiellen Gährung«, sind mit Recht schon längst ausser Acht gelassen und beanspruchen nur mehr ein allein historisches Interesse.

2) J. v. Sachs, Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. 1874. p. 695.

Die Resultante der sämmtlichen calorischen Factoren, der Wärme bildenden und der Wärme bindenden, messen, ist die Aufgabe aller bis jetzt auf Pflanzen angestellten Untersuchungen über Wärmebildung gewesen und ist es auch in unseren Versuchen. So lange man die in Betracht kommenden Processe rücksichtlich ihrer calorischen Werthe Stück für Stück nicht verfolgen kann, dreht sich die Frage in experimenteller Hinsicht nur darum, ob als Resultante Plus oder Minus heraustritt. In dieser Hinsicht zeigen unsere Experimente für Samenkeime, Blüthen und Früchte [1]) einen geringen Überschuss.

Ob dieser geringe Temperaturüberschuss von der intramolekularen Athmung thatsächlich herrührt, ist hierbei wichtig zu entscheiden. Bemerken wir denn zuerst, dass ebenso, wie die beträchtliche Erwärmung z. B. eines Aroideenkolbens von dem Sauerstoffzutritt abhängig ist und mit diesem aufhört [2]), auch mit dem Aufhören der intramolekularen Athmung, d. h. mit dem Tod der Pflanze, die bei Sauerstoffabschluss beobachtete kleine Erwärmung wegfällt. Weiter nimmt mit der Fortdauer des Versuches die Wärme, wie auch die intramolekulare Athmung, allmählich ab, bis endlich diese so schwach ist, dass dadurch keine Wärme gebildet wird. Das Fortbestehen des Lebens zeigt sich nämlich nicht nur durch die immer fort, wenn auch spärlicher (vergl. unseren Versuch XX) erscheinenden Gasblasen, sondern auch durch die beim Sauerstoffzutritt eintretende bedeutende Temperaturerhöhung. Mit dem im Laufe des Versuches allmählichen Abnehmen der Wärme ist unter solchen Umständen auch bewiesen, dass kein geringer Sauerstoffzutritt von außen die Ursache der Erwärmung sein kann. Minimale Spuren von Sauerstoff mögen immerhin in dem Wasserstoffgas, ferner in den Intercellularräumen der Keime u. s. w. zu Beginn des Versuches vorhanden gewesen sein, obgleich mit Phosphor kein Sauerstoff nachweisbar war. Jedenfalls werden aber diese Spuren von der relativ großen Menge von Keimen u. s. w. sehr schnell consumirt, und der lange anhaltende Temperaturüberschuss kann keinenfalls von denselben herrühren.

Ist also der in unseren Versuchen gemessene Überschuss von Wärme in der That der intramolekularen Athmung zuzuschreiben, so ist zu erwägen, welche der oben genannten calorischen Factoren dabei von wesentlichem Einfluss sein möchten. Unter den Wärme bindenden fallen hier die Transpiration und unter den Wärme bildenden die Wasserbewegungen in

1) Ganz auffallend ist die geringe Erwärmung der Früchte gegenüber der Angabe von Pasteur (s. oben p. 108), dass beim Sauerstoffabschluss einige Früchte eine mit der Hand fühlbare Wärme erzeugen. Diese Behauptung beruht offenbar auf einem Irrthum.

2) G. Vrolik und W. H. de Vriese beobachteten, Ann. d. sc. nat., Bot., Sér. 2. T. 11. Paris 1839. p. 80—81, dass in einer Stickstoffatmosphäre die Erwärmung eines schon warmen Kolbens von Colocasia odora schnell aufhörte.

der Pflanze hinweg. Auch ist die Imbibition von einer untergeordneten, bei der Quellung der Samen überhaupt nur transitorischen[1]) Bedeutung. Sicher ist demnach die auf die intramolekulare Athmung der Keime, Blüthen und Früchte kommende Wärmebildung auf die mit dieser Athmung zusammenhängenden chemischen Processe allein zurückzuführen, welche Processe auch bei der Gährung, und zwar mit noch größerer Gewissheit, als thatsächlich Wärme bildend gekennzeichnet werden.

Gegenüber der geringen Wärmebildung durch die intramolekulare Athmung der Samen, Blüthen und Früchte ist die erhebliche, in unserem Versuche XV 3,9° C. erreichende Erwärmung[2]) der ohne Zutritt von freiem Sauerstoff gährenden Hefe sehr beachtenswerth. Bei der Gährung finden ja ähnliche Zerpaltungen wie bei der intramolekularen Athmung statt, und ist es darum zum richtigen Verständniss von großem Gewicht, die calorischen Effecte dieser und jener mit einander zusammenzustellen.

Ebenso wie bei der Gährung die Bierhefezellen, wenn sie lebenskräftig mit einer Traubenzuckerlösung in Contact kommen, Kohlensäure und Äthylalkohol neben geringen Mengen von anderen Producten produciren, so erzeugen beim Abschluss von freiem Sauerstoff höhere Pilze, Keimpflanzen, Blätter, Blüthen und Früchte, wenn auch nicht so ausgiebig wie jene, Kohlensäure, Alkohol und vielleicht noch andere Producte. In der bei den Hefezellen sehr ausgiebigen Umsetzung ist die wesentlichste Differenz zwischen Gährung und intramolekularer Athmung zu suchen. Durch diese Ausgiebigkeit wird die nöthige Betriebskraft gewonnen, um Wachsthum und Vermehrung der Hefezellen auch ohne Zutritt von freiem Sauerstoff vermitteln zu können. Ja durch zahlreiche Forschungen aus der letzten Zeit ist sogar sichergestellt, dass, wenn überhaupt die atmosphärische Luft auf den Gährungsverlauf der Hefe einen Einfluss übt, dieser jedenfalls sehr unbedeutend ist. Auch hat A. MAYER neulich die Gährkraft der Hefe im Mittel zu 3,7 in einer Umgebung von Sauerstoff, zu 3,7 in Stickstoff und zu 3,8 in Kohlensäure bestimmt[3]). Wie aus unseren Versuchen XVII und XVIII hervorgeht, wird auch nicht die Wärmebildung der gährenden Hefe durch Sauerstoffzutritt gesteigert, wenigstens nicht in messbarem Grade.

Die verschiedenen Factoren, die für den großen calorischen Effect bei

---

1) Man vergl. J. WIESNER a. a. O. und ebenfalls W. DETMER, Vergleichende Physiologie des Keimungsprocesses der Samen. Jena 1880. p. 290.

2) Besonders schnell stieg die Temperatur im Anfange der Versuche. So war im Versuche XV schon in der ersten Viertelstunde, ehe noch eine Gährung bemerkbar war, das Thermometer des Gährungsgefäßes mehr als 1° in die Höhe gegangen, um darnach nur allmählich weiter zu steigen.

3) A. MAYER, Über den Einfluss des Sauerstoffzutritts auf die alkoholische Gährung. Landw. Vers.-Stat. 1880. H. 4.

der Gährung in Betracht kommen können, sind von mehreren Forschern, z. B. A. Fitz[1]) und C. v. Nägeli[2]), genügend hervorgehoben und discutirt worden. Der hierbei wesentlich Wärme bildende Process ist, neben der zuweilen in Betracht kommenden Invertirung benutzten Rohrzuckers, die Zerspaltung des Traubenzuckers in Kohlensäure und Alkohol, welche Zerspaltung mit Wärmeabgabe verbunden ist, wie es auch die auf Verbrennungswärme und Mischungswärme[3]) basirten Erfahrungen fordern.

Ist aber in der ausgiebigen Umsetzung bei der Gährung die Ursache der beträchtlichen Temperaturerhöhung zu suchen, so ist es nicht nur selbstverständlich, dass durch eine weniger concentrirte (Versuch XVI) oder weniger gährungsfähige Gährflüssigkeit ein geringeres Erwärmungs-Maximum zum Vorschein kommt, sondern es tritt auch die Frage auf, ob nicht bei möglichst vollständiger Unterdrückung der Gährung die Hefezellen rücksichtlich der Wärmebildung sich den Gewebezellen der höheren Pflanzen ähnlich verhalten. Zur Erledigung dieser Frage habe ich auch, gestützt auf das von Pasteur[4]) aufgefundene Verhalten der Hefezellen gegenüber Milchzucker eine Reihe von Versuchen angestellt, die ich jetzt näher beschreiben werde.

Pasteur hat gefunden, dass, wenn man dem Hefewasser Milchzucker zusetzt, die Hefezellen bei Abschluss von freiem Sauerstoff weder Gährung hervorrufen, noch sich vermehren, dass sie aber bei Sauerstoffzutritt recht wohl wachsen, ebenfalls ohne Alkohol zu bilden, d. h. dass die mit Milchzucker genährten Hefezellen sich den Gewebezellen der höheren Pflanzen ganz ähnlich verhalten. Hiermit war ein Ausgangspunkt zur möglichen Beantwortung der eben aufgestellten Frage gewonnen. Die Versuche wurden Anfangs so angeordnet, dass in einer mit dieser Zuckerart versetzten Hefeflüssigkeit die Temperatur bei dem abwechselnden Durchleiten von Wasserstoff und Luft beobachtet wurde. Nachdem aber auf diesem Wege keine genügenden Resultate zu bekommen waren, veränderte ich die Untersuchungsmethode, indem ich in ähnlicher Weise wie in den Experimenten mit Keimlingen operirte. Die mit Milchzucker versetzte Hefemasse wurde auf weißem Fließpapier dünn ausgebreitet, dieses in kleine Stückchen geschnitten und jedes Stückchen zu einer Kugel von Erbsengröße zusammengerollt. Mit solchen Hefepapierkügelchen wurde

1) A. Fitz, Bemerkungen über die Quellen der Wärme, die bei der alkoholischen Gährung frei wird. Ber. d. deutsch. chem. Gesellsch. zu Berlin. Jahrg. 6. 1873. p. 57.

2) C. v. Nägeli, Theorie der Gährung. München 1879. p. 55 u. s. w., und Über Wärmetönung bei Fermentwirkungen. Sitzungsber. d. k. B. Akad. d. Wiss. zu München. 1880. p. 129.

3) A. Fitz setzt a. a. O. von den 21° C. Temperaturerhöhung, die auf eine 18procentige Zuckerlösung bei der Vergährung kommen, 5° auf die Mischungswärme des producirten Alkohols und des Wassers.

4) Man vergl. Jahresber. üb. d. Fortschr. d. Chemie für 1861. Gießen 1863. p. 724.

ein kleines (125 ccm) Gefäß gefüllt und mit diesem Gefäß ebenso operirt, wie in den Versuchen mit Keimen u. s. w. Die Kügelchen waren mit den gekeimten Samenkörnern, die Hefezellen mit den Samenzellen zu vergleichen. Aus zahlreichen Versuchen dieser Art ging als Resultat hervor, dass in diesen abnormen Verhältnissen die Hefezellen auch rücksichtlich ihrer Wärmebildung sich den Gewebezellen der höher organisirten Gewächse ähnlich verhalten. So gab Versuch XIX als:

	aus der intramolekularen Athmung entspringenden Temperaturüberschuss
bei den mit Milchzucker ernährten Hefe-papierkügelchen	0,2° C.,

welcher Überschuss bei Luftzutritt nach $3^1/_2$ Stunden bis zu 1,2° gestiegen war. Die Intensität der intramolekularen Athmung wurde auf diese Weise bei den Hefezellen zu demselben niedrigen Grade heruntergedrückt, der ihr bei den höheren Pflanzen normal zukommt. Jetzt liefert diese Athmung weder bei jenen noch bei diesen die für Wachsthum und Vermehrung nöthige Betriebskraft, indem diese Lebensprocesse jetzt, wie oben gesagt ist, still stehen. Endlich steigt bei den mit Milchzucker ernährten Hefezellen ebenso wie bei anderen Pflanzen der durch intramolekulare Athmung hervorgebrachte Überschuss mit dem Zutritt von Luft in beträchtlichem Grade.

Aus den in dieser Abhandlung mitgetheilten Thatsachen lässt sich indessen nicht entnehmen, ob der eintretende Sauerstoff direct in die intramolekularen Zertrümmerungen eingreift, oder ob er bei einem davon unabhängigen Processe in Anspruch genommen wird. Nur so viel ist in dieser Hinsicht sicher zu folgern, dass mit Zufuhr von Sauerstoff eine erhebliche Menge von Wärme und also von Betriebskraft gewonnen wird, während jene bei der intramolekularen Athmung der höheren Pflanzen nur gering ist und die für Wachsthum u. s. w. nöthige Betriebskraft nicht bieten kann. Nur bei der Gährthätigkeit der Spross- und Spaltpilze wird durch die sehr ausgiebige Zertrümmerung einer großen Stoffmenge auch ohne Sauerstoffzutritt die nöthige Betriebskraft gewonnen, um Wachsthum und Vermehrung hervorzurufen. Dass übrigens bei totaler Verbrennung z. B. von Zucker in Kohlensäure und Wasser mehr Spannkraft disponibel wird, als bei dessen alleiniger Spaltung in Alkohol und Kohlensäure, von denen ersterer ja weiter verbrannt werden kann, ist selbstverständlich. Die Verbrennungswärme eines Systems bleibt ja gleich, gleichviel, ob der Endzustand direct auf einmal oder durch eine Kette von Umwandlungen erreicht wird. Zu beachten ist aber, dass in der Thätigkeit der Pflanze von der disponibel werdenden Energie nicht immer eine gleiche Menge für innere und für äußere Arbeit verwandt wird, und dass also bei gleicher Athmung nicht immer ein gleicher Wärmequotient herauskommen wird. Gilt jetzt dieses auch für die intramolekulare Athmung, so kann ja eben-

falls in dieser die Intensität der Kohlensäurebildung kein sicheres Maß für die Erwärmung abgeben. Vielleicht hängt es hiermit zusammen, dass die Erwärmung der Blüthenstände von Arum (Versuch VII) und den Trifoliumkeimen (Versuch IV) trotz lebhafterer intramolekularer Athmung nicht wesentlich oder gar nicht höher als in anderen Pflanzen ausfällt.

Die thatsächlichen Resultate der dieser Abhandlung zu Grunde liegenden Versuche wollen wir endlich in folgenden Sätzen zusammenfassen:

1. Durch die intramolekulare Athmung der Gewebezellen höher organisirter Gewächse kommt eine schwache Erwärmung zu Stande. Beim Anhäufen einer 125 ccm großen Menge von Keimen, Blüthen oder Früchten erreicht diese Erwärmung 0,1—0,3° C.

2. Bei den ohne Luftzutritt gährenden Hefezellen findet eine beträchtliche Wärmebildung statt. Bei der Vergährung von 500 ccm einer Gährflüssigkeit, die aus 5 Gewichtstheilen Wasser und 1 Gewichtstheil Hefemasse zusammengesetzt war und 10 Gewichts-Procente Zucker enthielt, erreichte diese Temperaturerhöhung in meinen Versuchsbedingungen ein Maximum von 3,9° C.

3. Beim Zutritt von freiem Sauerstoff ist die Wärmebildung einer Hefegährflüssigkeit dieselbe, wie beim Sauerstoffausschluss.

4. Ohne Gährung, doch beim Vorhandensein anderer Nahrung (Milchzucker), verhalten sich bei der Abwesenheit von freiem Sauerstoff die Hefezellen rücksichtlich ihrer Wärmebildung ganz so wie die Gewebezellen der höher organisirten Gewächse. Erbsengroße, mit dieser Hefemasse gestrichene Papierkügelchen, in einer Menge von 125 ccm, erzeugen in einer Wasserstoffatmosphäre einen Wärmeüberschuss von 0,2°, der aber beim Luftzutritt erheblich steigt.

5. Die bei der intramolekularen Athmung stattfindende Wärmebildung kann bei Keimen und mit Milchzucker ernährten Hefezellen noch am zweiten bis siebenten Versuchstage verfolgt werden. Nach dieser Zeit hört aber mit der Schwächung der intramolekularen Athmung die Temperaturerhöhung vollständig auf, ohne dass damit das Leben schon ganz erloschen ist.

Experimenteller Theil.

A.

Versuche zur Bestimmung des Vorhandenseins einer Wärmebildung durch die intramolekulare Athmung.

Keimende Samen.

Versuch I.

Hordeum vulgare.

Am 10. Juni wurde ein 125 ccm fassendes Gefäß der oben S. 108 beschriebenen Form mit Gerstenkeimen gefüllt. Die Gerstenkörner waren am 4. Juni zur Keimung eingelegt worden. Durch das mit Keimen gefüllte Gefäß wurde während $^1/_2$ Stunde ein starker Strom von Wasserstoffgas geleitet. Ein zweites Gefäß derselben Größe wurde mit in kochendem salicylsäurehaltigem Wasser getödteten Gerstenkeimen gefüllt. Durch dieses Gefäß wurde Wasserstoff 5 Minuten geleitet. Beide Gefäße waren mit Thermometern versehen und wurden vom Anfange des Gasdurchleitens ab unten mit Quecksilber abgesperrt. Nach dem Füllen mit Wasserstoffgas wurde das Zuleitungsrohr mittelst Klemme geschlossen, darauf wurden die Gefäße mit doppelten Lagen Baumwolle umwickelt und unter einer doppelten Glasglocke placirt. Die Temperatur in der inneren Glasglocke wurde auf einem dritten Thermometer abgelesen. Der ganze Apparat wurde in einem gegen Nord belegenen Zimmer, wo die Temperatur so gleich wie möglich gehalten wurde, aufgestellt. Jede Viertelstunde wurden sämmtliche Thermometer abgelesen. Um die Glockentemperatur konstant zu halten, wurde nach Bedürfniss bald mit den Händen erwärmt, bald mit einigen Tropfen Alkohol an der Höhe der Glocke abgekühlt. Nachdem die drei Thermometer sich genau eingestellt hatten, wurde um 4.45 Uhr ein gleichmäßiger Luftstrom mit einem Aspirator durch das Gefäß mit lebenden Keimen gesaugt.

Juni 10.

Stunde	Temperatur der Glocke °C	Temperatur der todten Keime °C	Temperatur der lebendigen Keime °C	Temperatur-überschuss der lebendigen Keime °C	Anmerkungen.
12. Mitt.	22.8	22.9	23.0	0.1	Aus dem Gefäße der lebendigen Keime entwichen [1]:
12.15 n. M.	23.0	22.8	22.9	0.1	
12.30	22.9	22.7	22.8	0.1	
12.45	22.9	22.7	22.6	0.1	Uhr 1. bis 1.15 4 Gasblasen.
1.	22.9	22.7	22.7	0.0	– 4. bis 4.15 – –
1.15	22.8	22.8	22.8	0.0	
1.30	22.8	22.9	22.9	0.0	
1.45	22.8	22.9	23.0	0.1	
2.	22.8	22.9	23.0	0.1	
2.15	22.8	22.9	23.1	0.2	
2.30	23.0	23.0	23.2	0.2	
2.45	23.1	23.1	23.2	0.1	
3.	23.1	23.1	23.3	0.2	
3.15	23.0	23.1	23.3	0.2	
3.30	23.0	23.2	23.3	0.1	
3.45	23.0	23.2	23.4	0.2	
4.	23.0	23.2	23.4	0.2	
4.15	23.0	23.2	23.4	0.2	
4.30	23.0	23.2	23.4	0.2	
4.45	23.0	23.2	23.4	0.2	
	Das Gefäß geöffnet und ein Luftstrom durchgeleitet.				
5.	23.0	23.2	23.7	0.5	
5.15	23.0	23.2	24.1	0.9	
5.30	23.0	23.1	24.3	1.2	
5.45	23.0	23.1	24.5	1.4	
6.	22.9	23.0	24.6	1.6	
6.15	22.8	23.0	24.7	1.7	
6.30	22.7	22.9	24.7	1.8	
6.45	22.6	22.9	24.8	1.9	
7.	22.6	22.8	24.8	2.0	
7.15	22.4	22.7	24.8	2.1	
7.30	22.4	22.7	24.8	2.1	

1) Hier wie oft im Folgenden werden die aus dem Gefäß entweichenden Kohlensäureblasen notirt, wenn auch diese, das äussere wahrnehmbare Zeichen der molekularen Umlagerungen, einen nur sehr ungefähren Ausdruck der Energie dieser Umlagerungen abgeben. Vergl. oben S. 119.

Versuch II.

Raphanus sativus.

Mai 25.

Stunde	Temperatur der Glocke °C	Temperatur der todten Keime °C	Temperatur der lebendigen Keime °C	Temperatur-überschuss der lebendigen Keime °C	Anmerkungen.
1. n. M.	23.6	23.7	23.7	0.0	Die Samen waren am 20. Mai zur Keimung eingelegt worden.
1.30	23.6	23.4	23.6	0.2	
3.15—4.15	**23.6**	**23.8** Gefäß offen	**24.0** Mit Luftstrom	**0.2**	Aus dem Gefäße der lebendigen Keime entwichen:
4.45	23.4	23.7	24.6	0.9	Uhr 2.—2.15 2 Gasblasen.
6.	23.2	23.5	26.5	3.0	– 4.—4.15 2 Gasblasen.
7.	23.2	23.4	27.5	4.1	
8.	23.2	23.3	28.0	4.5	
Mai 26.					
10.30 v. M.	25.6	25.6	31.3	5.7	
11.	25.6	25.7	31.4	5.7	
11.45	25.6	25.8	31.3	5.5	

Versuch III.

Ervum Lens.[1])

Juni 10.

Stunde	Temperatur der Glocke °C	Temperatur der todten Keime °C	Temperatur der lebendigen Keime °C	Temperatur-überschuss der lebendigen Keime °C	Anmerkungen.
12. Mitt.	22.8	22.9	23.0	0.1	Die Samen waren am 5. Juni zur Keimung eingelegt worden.
12.45 n. M.	22.9	22.7	22.8	0.1	
3.45—4.45	**23.0**	**23.2** Gefäß offen	**23.4** Mit Luftstrom	**0.2**	Aus dem Gefäße der lebendigen Keime entwichen:
5.	23.0	23.2	23.5	0.3	Uhr 1.—1.15 4 Gasblasen.
6.	22.9	23.0	24.1	1.1	– 4.—4.15 4 Gasblasen.
7.30	22.4	22.7	24.3	1.6	

1) Dieser Versuch wurde unter einer Glocke mit dem Vers. I (Hordeum vulgare) gleichzeitig ausgeführt.

Versuch IV.

Juni 5. Trifolium pratense.

Stunde	Temperatur der Glocke °C	Temperatur der todten Keime °C	Temperatur der lebendigen Keime °C	Temperatur-überschuss der lebendigen Keime °C	Anmerkungen.
9.30 v. M.	22.2	22.0	21.9	— 0.1	Die Samen waren am 1. Juni zur Keimung eingelegt.
9.45	21.9	21.9	21.8	— 0.1	
11.30—12.30	**22.0**	**22.2**	**22.3**	**0.1**	Aus dem Gefäße der lebendigen Keime entwichen:
2. n. M.	21.3	21.9	22.0	0.1	
		Gefäß offen	Mit Luftstrom		Uhr 10.—10.15 11 Gasblasen.
					- 12.—12.15 13 -
2.15	21.3	21.7	22.4	0.7	
4.	21.1	21.4	24.1	2.7	
6.	21.2	21.3	24.4	3.1	

Versuch V.

Juni 16. Avena sativa.

Stunde	Temperatur der Glocke °C	Temperatur der todten Keime °C	Temperatur der lebendigen Keime °C	Temperatur-überschuss der lebendigen Keime °C	Anmerkungen.
10.30 v. M.	24.8	24.4	24.4	0.0	Die Haferkörner waren am 10. Juni zur Keimung eingelegt worden.
11.45—12.45	**24.8**	**25.0**	**25.1**	**0.1**	
2. n. M.	25.0	25.0	25.1	0.1	Aus dem Gefäße der lebendigen Keime entwich:
		Gefäß offen	Mit Luftstrom		Uhr 11.—11.15 1 Gasblase.
2.15	25.0	25.1	25.4	0.3	
3.15	24.8	25.0	26.1	1.1	
4.30	24.7	24.9	26.2	1.3	

Versuch VI.

Juni 17. Cannabis sativa.

Stunde	Temperatur der Glocke °C	Temperatur der todten Keime °C	Temperatur der lebendigen Keime °C	Temperatur-überschuss der lebendigen Keime °C	Anmerkungen.
1.45 v. M.	20.8	20.5	20.7	0.2	Die Samen waren am 12. Juni eingelegt worden.
2.	21.2	20.6	20.5	—0.1	
3.45—4.45	**20.8**	**21.0**	**21.1**	**0.1**	Aus dem Gefäß der lebendigen Keime entwichen:
		Gefäß offen	Mit Luftstrom		Uhr 2.15—2.30 4 Gasblasen.
5.	20.8	21.0	21.6	0.6	
6.	20.6	20.7	23.9	3.2	
7.45	20.1	20.3	24.9	4.6	

Blüthen.

Versuch VII.

Arum maculatum.

Von hundert Exemplaren dieser Pflanze wurden gleich nach der Entfaltung der Spatha die Kolben abgeschnitten und die Keulen von den Blüthenständen getrennt. Die 100 Keulen wurden in ein (125 ccm) Gefäß, die übrigen Kolbentheile in ein anderes gebracht. Zur Vergleichung wurden in kochendem salicylsäurehaltigem Wasser getödtete Kolbentheile, aus einem früheren Versuche stammend, gebraucht. Sonst wie in den vorigen Versuchen.

Mai 26.

Stunde	Temperatur der Glocke °C	Temperatur der todten Kolben °C	Temperatur der lebendigen Keulen °C	Temperatur der lebendigen Blüthen °C	Temperaturüberschuss der lebendigen Keulen °C	Temperaturüberschuss der lebendigen Blüthen °C	Anmerkungen.
11.15 v.M.	24.9	24.9	24.8	24.8	—0.1	—0.1	Der seit 3.15 Uhr durchlaufende Luftstrom ging anfangs ein wenig ungleich, dann nach 4 Uhr fast ganz gleichmässig. Um 6.45 wurde der Luftstrom, um das Wassergefäß (des Aspirators) wieder zu füllen, während 5 Min. abgebrochen. Um 7.30 wurde kein Strom mehr durch das Gefäß der lebendigen Blüthen geleitet, weil das Maximum erreicht zu sein schien. Dann wurde der Luftstrom durch das Gefäß der lebendigen Keulen beschleunigt.
11.30	25.1	24.9	24.9	24.9	0.0	0.0	
11.45	25.2	25.0	25.0	25.0	0.0	0.0	
12. Mitt.	25.3	25.0	25.2	25.2	0.2	0.2	
12.15 n.M.	25.3	25.1	25.3	25.2	0.2	0.1	
12.30	25.3	25.2	25.4	25.3	0.2	0.1	
12.45	25.3	25.2	25.4	25.4	0.2	0.2	
1.	25.3	25.3	25.5	25.4	0.2	0.1	
1.15	25.4	25.3	25.6	25.5	0.3	0.2	
1.30	25.3	25.3	25.6	25.5	0.3	0.2	
1.45	25.2	25.3	25.6	25.5	0.3	0.2	
2.	25.3	25.3	25.6	25.5	0.3	0.2	
2.15	25.3	25.3	25.6	25.5	0.3	0.2	
2.30	25.3	25.3	25.6	25.5	0.3	0.2	
2.45	25.3	25.3	25.6	25.5	0.3	0.2	
3.	25.3	25.3	25.6	25.5	0.3	0.2	
3.15	25.3	25.3	25.6	25.5	0.3	0.2	Die entweichenden Gasblasen waren:
		Gefäß offen	Mit Luftstrom	Mit Luftstrom			
3.30	24.9	25.1	27.8	26.9	2.7	1.8	
4.	25.3	25.1	30.6	29.4	5.5	4.3	
4.30	25.4	25.1	34.8	33.6	9.7	8.5	
5.	25.5	25.1	36.6	35.9	11.5	10.8	
5.30	25.7	25.2	38.1	37.4	12.9	12.2	
6.	25.7	25.2	39.3	38.0	14.1	12.8	
6.30	25.7	25.2	40.1	38.1	14.9	12.9	
6.45	25.7	25.2	40.3	38.0	15.1	12.8	
			Der Luftstrom während 5 Min. abgebrochen				
7.	25.6	25.2	39.5	37.3	14.3	12.1	
7.15	25.5	25.2	40.6	37.4	15.4	12.2	
7.30	25.5	25.2	41.2	37.3	16.0	12.1	
7.45	25.4	25.2	41.6	Kein Luftstrom mehr.	16.4		
8.	25.3	25.2	41.7		16.5		

	im Keulen-Gefäß	im Blüthen-Gefäß
Uhr 11.30—11.45	11	4
1.30— 1.45	12	4
3. — 3.15	13	4

Versuch VIII.

Rheum hybridum.

Abgeschnittene Inflorescenzen wurden in das Experimentirzimmer gebracht und dort auf einem Tische ausgebreitet, um nach 2—3 Stunden, als ihre Temperatur mit der des Zimmers sich ausgeglichen hatte, in ein Versuchsgefäß eingelegt zu werden. Als Vergleichsobject wurden erbsengrosse, mit kochendem salicylsäurehaltigem Wasser behandelte Papierkügelchen gewählt.

Mai 29.

Stunde	Temperatur der Glocke °C	Temperatur der Papierkügelchen °C	Temperatur der Blüthen °C	Temperatur-überschuss der Blüthen °C	Anmerkungen.
11.15 v. M.	20.4	20.4	20.0	—0.4	Aus dem Gefäß der Blüthen entwichen in der Viertelstunde:
2.—3. n. M.	20.4	20.5	20.6	0.1	
4.15	20.3	20.4	20.5	0.1	Uhr 12.15—12.30 2 Gasblasen.
		Gefäß offen	Mit Luftstrom		– 2.45— 3. 2 –
4.20	20.1	20.4	20.5	0.1	
5.	20.2	20.4	21.1	0.7	
6.	20.2	20.5	21.5	1.0	
7.	20.1	20.4	21.6	1.2	

Versuch IX.

Isatis tinctoria.[1])

Mai 29.

Stunde	Temperatur der Glocke °C	Temperatur der Papierkügelchen °C	Temperatur der Blüthen °C	Temperatur-überschuss der Blüthen °C	Anmerkungen.
11.45 v. M.	20.4	20.4	20.1	0.0	Aus dem Gefäß der Blüthen entwichen in der halben Stunde:
2.—3 n. M.	20.4	20.5	20.6	0.1	
4.15	20.3	20.4	20.5	0.1	Uhr 12.15—12.45 2 Gasblasen.
		Gefäß offen	Mit Luftstrom		– 2.30— 3. 2 –
4.20	20.1	20.4	20.6	0.2	
5.	20.2	20.4	21.8	1.4	
6.	20.2	20.5	22.8	2.3	
7.	20.1	20.4	23.2	2.8	

1) Dieser Versuch wurde unter einer Glocke mit dem Versuche VIII (Rheum hybridum) gleichzeitig ausgeführt.

Versuch X.

Juli 12. **Thalictrum aquilegifolium.**

Stunde	Temperatur der Glocke °C	Temperatur der Papierkügelchen °C	Temperatur der Blüthen °C	Temperatur-überschuss der Blüthen °C	Anmerkungen.
1.30 n. M.	19.7	19.7	19.8	0.1	Aus dem Gefäß der Blüthen
3.—5.	**19.8**	**19.9**	**20.1**	**0.2**	entwichen in d. Viertelstunde:
		Gefäß offen	Mit Luftstrom		Uhr 3—3.15 3 Gasblasen.
5.15.	19.8	19.9	20.5	0.6	
6.	19.8	19.9	21.2	1.3	
7.	19.8	19.9	21.5	1.6	
Juli 13.					
8. v. M.	19.8	19.7	21.1	1.4	

Versuch XI.

Juli 13. **Achillea millefolium.**

Stunde	Temperatur der Glocke °C	Temperatur der Papierkügelchen °C	Temperatur der Blüthen °C	Temperatur-überschuss der Blüthen °C	
2. n. M.	20.5	20.7	20.7	0.0	
2.45—4.45	**20.4**	**20.5**	**20.6**	**0.1**	
		Gefäß offen	Mit Luftstrom		
5.	20.5	20.5	21.2	0.7	
6.	20.4	20.5	22.5	2.0	
7.	20.4	20.5	22.8	2.3	

Versuch XII.

Juli 14. **Pimpinella magna.**

Stunde	Temperatur der Glocke °C	Temperatur der Papierkügelchen °C	Temperatnr der Blüthen °C	Temperatur-überschuss der Blüthen °C	Anmerkungen.
1. n. M.	20.5	20.7	20.7	0.0	Aus dem Gefäß der Blüthen
1.30—3.30	**20.5**	**20.6**	**20.7**	**0.1**	entwichen in der halben Stunde:
		Gefäß offen	Mit Luftstrom		Uhr 3—3.30 2 Gasblasen.
3.45	20.6	20.6	21.2	0.6	
4.30—5.30	20.6	20.6	22.3	1.7	

Früchte.

Versuch XIII.

Kirschen.

In einem großen Gefäß, 500 ccm fassend (vergl. die Abbild. S. 111), wurden frische Kirschen, in einem anderen von derselben Größe kirschengroße, mit salicylsäurehaltigem Wasser behandelte Papierkügelchen eingelegt.

Juli 13.

Stunde	Temperatur der Glocke °C	Temperatur der Papierkügelchen °C	Temperatur der Kirschen °C	Temperaturüberschuss der Kirschen °C	Anmerkungen.
2. n. M.	19.8	20.3	20.4	0.1	Aus dem Gefäß der Kirschen entwichen in der Viertelstunde:
2.15	20.1	20.3	20.5	0.2	
2.45—4.45	**20.1**	**20.2** Gefäß offen	**20.4** Mit Luftstrom	**0.2**	Uhr 2.30—2.45 2 Gasblasen.
5.	20.2	20.2	20.4	0.2	
6.	20.1	20.2	20.6	0.4	
7.	20.0	20.2	20.7	0.5	

Versuch XIV.

Beeren von Ribes alpinum.

Der Versuch wurde mit kleinen, 125 ccm weiten Gefäßen ausgeführt.

Juli 13.

Stunde	Temperatur der Glocke °C	Temperatur der Papierkügelchen °C	Temperatur der Beeren °C	Temperaturüberschuss der Beeren °C	Anmerkungen.
2. n. M.	20.5	20.7	20.7	0.0	Aus dem Gefäß der Beeren entwichen in der Stunde:
2.45—4.45	**20.4**	**20.5** Gefäß offen	**20.6** Mit Luftstrom	**0.1**	Uhr 3—4 . . . 2 Gasblasen.
5.	20.5	20.5	20.6	0.1	
6.—7.	20.4	20.5	20.7	0.2	

Hefe.

Versuch XV.

Hefe in Gährflüssigkeit.

Um 7 Uhr morgens wurden 1 Gew.-Th. dicke, frische Hefemasse, 5 Gew.-Th. Wasser, das, um möglichst sauerstofffrei zu werden, am vorigen Abend mit ein wenig Hefe versetzt worden war und soviel Rohrzucker in dem Wasser gelöst, dass die Flüssigkeit 10 Gew.-Proc. dieses Körpers enthielt. Den ganzen Vormittag blieb alles in dem Experimentir-Zimmer stehen, um die Temperatur des Zimmers anzunehmen. Um 2^h 30 wurde die Hefemasse und das Zuckerwasser vermischt. Mit dieser Mischung wurde ein 500 ccm großes Versuchsgefäß (vergl. die Abbild. S. 111) vollständig gefüllt, dass gar kein Luftraum weder im Gefäß noch in dem Ableitungsrohre übrig war. Zum Vergleichen war ein anderes gleich großes Gefäß mit Wasser vorher gefüllt worden. Über beide mit Thermometer versehene und mit Baumwolle umwickelte Gefäße wurde eine Glasglocke gestülpt.

Juli 21.

Stunde	Temperatur der Glocke °C	Temperatur des Wassers °C	Temperatur der gährenden Hefe °C	Temperatur-überschuss der gährenden Hefe °C	Anmerkungen.
2.45 n. M.	22.6	22.3	22.2	—0.1	
3.	22.8	22.3	23.4	1.1	Gährung angefangen.
3.15	22.8	22.4	24.0	1.6	Gährung kräftig.
3.30	22.7	22.4	24.5	2.1	
3.45	22.8	22.5	24.9	2.4	
4.	22.7	22.5	25.1	2.6	
4.15	22.7	22.5	25.4	2.9	
4.30	22.7	22.6	25.6	3.0	
4.45	22.6	22.6	25.8	3.2	
5.	22.6	22.6	26.0	3.4	
5.15	22.6	22.6	26.2	3.6	
5.30	22.6	22.6	26.3	3.7	
5.45	22.6	22.6	26.4	3.8	
6.	22.6	22.6	26.5	3.9	
6.15	22.6	22.6	26.5	3.9	
6.30	22.6	22.6	26.5	3.9	
6.45	22.6	22.6	26.4	3.8	
7.	22.6	22.6	26.3	3.7	
Juli 22.					
8. v. M.	22.2	22.0	22.2	0.2	

Versuch XVI.

Hefe gährend im geschlossenen Raume.

Dieser Versuch wurde ganz so wie der vorige ausgeführt, nur mit dem Unterschiede, dass eine weniger concentrirte Gährungsflüssigkeit —

1 Gew.-Th. Hefemasse, 10 Gew.-Th. Wasser und der zur Herstellung einer 10 Gew.-Proc. enthaltenden Lösung nöthige Rohrzucker — genommen war. Die Versuchsgefäße wurden nicht mit Baumwolle umwickelt.

Juli 14.

Stunde	Temperatur der Glocke °C	Temperatur des Wassers °C	Temperatur der gährenden Hefe °C	Temperaturüberschuss der gährenden Hefe °C	Anmerkungen.
1. n. M.	20.3	20.0	20.3	0.3	
1.15	20.3	20.0	20.6	0.6	Gährung angefangen.
2.	20.2	20.1	21.4	1.3	Gährung kräftig.
4.	20.2	20.2	21.8	1.6	
5.45—7.45	**20.3**	**20.3**	**22.0**	**1.7**	
Juli 15.					
8. v. M.	20.8	20.7	21.6	0.9	

Versuch XVII.

Gährende Hefe mit Wasserstoff- und dann Luftstrom.

Die Gährflüssigkeit war von derselben Concentration wie im vorigen Versuche. Von 12^h an bis 6^h 15 wurde ein gleichmäßiger Wasserstoffstrom, dann ein gleichmäßiger Luftstrom durch die Gährflüssigkeit geleitet. Während des ganzen Versuches war die Zuleitungsröhre in Wasser von 20—20.2° C untergetaucht. Bei dem Durchleiten von Wasserstoff war der rechte Glashahn (vergl. die Abbild. S. 111), beim Saugen des Aspirators der linke weggenommen. Sonst blieb der ganze Apparat von 12^h 15 v. M. an bis 7^h 30 n. M. ganz ruhig stehen.

Juli 15.

Stunde	Temperatur der Glocke °C	Temperatur des Wassers °C	Temperatur der gährenden Hefe °C	Temperaturüberschuss der gährenden Hefe °C	Anmerkungen.
			Mit Wasserstoff-Strom		
12.15 n. M.	21.4	20.9	20.9	0.0	
12.30	21.2	20.9	21.6	0.7	
12.45	21.1	21.0	21.8	0.8	
1.	21.2	21.0	21.9	0.9	Gährung angefangen.
1.15	21.2	21.0	22.0	1.0	
1.30	21.2	21.0	22.1	1.1	
1.45	21.2	21.1	22.1	1.0	
2.	21.2	21.1	22.2	1.1	Gährung kräftig.
2.15	21.2	21.1	22.2	1.1	
2.30	21.2	21.1	22.3	1.2	
2.45	21.2	21.1	22.3	1.2	
3.	21.2	21.1	22.3	1.2	

Juli 15.

Stunde	Temperatur der Glocke °C	Temperatur des Wassers °C	Temperatur der gährenden Hefe °C	Temperatur-überschuss der gährenden Hefe °C	
3.15	21.2	21.1	22.4	1.3	
3.30	21.2	21.2	22.4	1.2	
3.45	21.2	21.2	22.4	1.2	
4.	21.2	21.2	22.5	1.3	
4.15	21.2	21.2	22.5	1.3	
4.30	21.2	21.2	22.5	1.3	
4.45—6.15	**21.2**	**21.2**	**22.6**	**1.4**	
			Mit Luftstrom		
6.30—7.30	21.2	21.2	22.6	1.4	

Versuch XVIII.

Gährende Hefe, mit Luft- und dann Wasserstoffstrom.

Dieser Versuch war wie der vorige eingerichtet, allein zuerst wurde der Luftstrom durchgeleitet.

Juli 22.

Stunde	Temperatur der Glocke °C	Temperatur des Wassers °C	Temperatur der gährenden Hefe °C	Temperatur-überschuss der gährenden Hefe °C	Anmerkungen.
			Mit Luftstrom		
12.15 n. M.	22.6	22.3	22.0	—0.3	
12.30	22.6	22.3	22.5	0.2	
12.45	22.6	22.3	23.0	0.7	Gährung kaum angefangen.
1.	22.6	22.4	23.4	1.0	Gährung merkbar.
1.15	22.6	22.4	23.6	1.2	
1.30	22.6	22.4	23.8	1.4	Gährung kräftig.
1.45	22.6	22.4	24.0	1.6	
2.	22.6	22.5	24.0	1.5	
2.15	22.6	22.5	24.1	1.6	
2.30	22.6	22.5	24.2	1.7	
2.45	22.6	22.5	24.2	1.7	
3.	22.5	22.5	24.3	1.8	
3.15	22.5	22.5	24.3	1.8	
3.30	22.5	22.5	24.3	1.8	
3.45	22.5	22.5	24.4	1.9	
4.	22.5	22.5	24.4	1.9	
4.15	22.5	22.5	24.4	1.9	
4.30—5.30	**22.5**	**22.5**	**24.5**	**2.0**	
			Mit Wasserstoff-Strom		
5.45—6.30	22.5	22.5	24.5	2.0	

Versuch XIX.

Hefe mit Milchzucker auf Papier.

Am Abend des 25. Juni wurde zu einer frischen Hefemasse soviel Milchzucker und Wasser gesetzt, dass die Flüssigkeit 3 Vol.-Proc. Milchzucker enthielt. Den folgenden Morgen wurde diese Masse auf weissem Fließpapier ausgebreitet. Dann wurde das Papier in kleine viereckige Stücke zerschnitten und aus diesen Kügelchen von Erbsengröße geformt. Mit diesen Hefepapierkügelchen wurde ein kleines Versuchsgefäß (125 ccm) gefüllt. Während $^1/_2$ Stunde wurde ein starker Wasserstoffstrom durch das Gefäß geleitet u. s. w., wie in den Versuchen mit gekeimten Samen.

Juni 26.

Stunde	Temperatur der Glocke °C	Temperatur der todten Papierkügelchen °C	Temperatur der Hefe-Papierkügelchen °C	Temperaturüberschuss der Hefe-Papierkügelchen °C	Anmerkungen.
8.45 v. M.	18.4	18.4	18.6	0.2	Aus dem Gefäß der Hefe-Papierkügelchen entwichen in der Viertelstunde:
9.	18.3	18.4	18.4	0.0	
9.15	18.2	18.4	18.3	—0.1	
9.30	18.3	18.4	18.4	0.0	
9.45	18.3	18.4	18.4	0.0	Uhr 9.—9.15 7 Gasblasen.
10.	18.3	18.4	18.5	0.1	- 1.—1.15 8 -
10.15	18.4	18.5	18.5	0.0	- 2.45—3. 7 -
10.30	18.5	18.5	18.6	0.1	
10.45	18.5	18.6	18.6	0.0	
11.	18.6	18.6	18.7	0.1	
11.15	18.6	18.7	18.7	0.0	
11.30	18.6	18.7	18.8	0.1	
11.45	18.6	18.7	18.8	0.1	
12. Mitt.	18.6	18.7	18.8	0.1	
12.15 n. M.	18.6	18.8	18.9	0.1	
12.30	18.6	18.8	18.9	0.1	
12.45	18.6	18.8	18.9	0.1	
1.—3.	**18.6**	**18.8**	**19.0**	**0.2**	
		Gefäß offen	Mit Luftstrom		
3.15	18.7	18.8	19.0	0.2	
4.	18.5	18.9	19.4	0.5	
5.	18.5	18.8	19.6	0.8	
6.	18.5	18.7	19.8	1.1	
6.30—7.30	18.5	18.7	19.9	1.2	

B.

Versuche zur Bestimmung des Fortdauerns der Wärmebildung bei der intramolekularen Athmung.

Versuch XX.

Keime von Ervum Lens.

Der Versuch war ganz so eingerichtet wie die oben beschriebenen Versuche mit keimenden Samen.

Juli 5.

Stunde	Temperatur der Glocke °C	Temperatur der todten Keime °C	Temperatur der lebendigen Keime °C	Temperaturüberschuss der lebendigen Keime °C	Aus dem Gefäß der lebendigen Keime entwichen:
2. n. M.	20.9	20.8	21.0	0.2	Uhr 2.—2.30 6 Gasblasen.
3.—5.	20.8	20.9	21.1	0.2	- 4.30—5. 4 -
Juli 6.					
8. v. M.	20.2	20.0	20.3	0.3	
10.30—12.30	20.2	20.3	20.5	0.2	- 12.—12.30 6 -
2.15 n. M.	20.0	20.1	20.3	0.2	- 4.30—5 6 -
3.—5.	20.0	20.1	20.3	0.2	
Juli 7.					
8.30 v. M.	19.8	19.7	19.9	0.2	
9.30—11.30	19.7	19.8	20.0	0.2	- 11.—11.30 6 -
1.45 n. M.	19.7	19.8	19.9	0.1	
2.45—4.45	19.7	19.8	20.0	0.2	- 4.—4.30 6 -
Juli 8.					
8. v. M.	19.5	19.3	19.4	0.1	
9.30—11.30	19.9	20.0	20.1	0.1	- 11.—11.30 6 -
1.45 n. M.	19.5	19.7	19.8	0.1	
2.30—4.30	19.5	19.6	19.7	0.1	- 4.15—4.45 6 -
Juli 9.					
7.30 v. M.	19.3	19.0	19.1	0.1	
10.—12.	19.7	19.8	19.9	0.1	- 9.—9.30 4 -
Juli 10.					
2.15 n. M.	19.4	19.6	19.7	0.1	
2.30—4.30	19.5	19.6	19.7	0.1	- 3.—3.30 3 -
Juli 11.					
8.15 v. M.	19.7	19.6	19.8	0.2	
9.15—11.15	19.5	19.6	19.6	0.0	- 9.—9.30 3 -
		Gefäß offen	Mit Luftstrom		
11.30	19.6	19.6	19.8	0.2	
12.	19.6	19.7	20.1	0.4	
1.	19.6	19.7	20.5	0.8	
2.	19.6	19.7	20.7	1.0	
6.	19.5	19.6	20.6	1.0	

Versuch XXI.

Keime von Fagopyrum esculentum.

Juli 2.

Stunde	Temperatur der Glocke °C	Temperatur der todten Keime °C	Temperatur der lebendigen Keime °C	Temperatur-überschuss der lebendigen Keime °C	Aus dem Gefäß der lebendigen Keime entwichen:
2.25 n. M.	24.3	24.2	24.2	0.0	
4.15—6.15	24.1	24.3	24.5	0.2	Uhr 2.30—3 4 Gasblasen.
Juli 3.					
8.45 v. M.	25.6	25.7	25.7	0.0	
9.45—11.45	25.6	25.8	26.0	0.2	- 11.30—12 6 -
2.30 n. M.	24.5	24.9	25.0	0.1	
3.15—5.15	24.5	24.7	24.8	0.1	
Juli 4.					
7.45 v. M.	23.7	22.1	22.1	0.0	
8.45	24.4	24.6	24.5	—0.1	
9.45—11.45	24.4	24.6	24.6	0.0	- 11.30—12 4 -
		Gefäß offen	Mit Luftstrom		
12.30 n. M.	24.4	24.6	25.4	0.8	
3.30	24.1	24.2	26.6	2.3	
4.	24.0	24.3	26.5	2.2	

Ähnliche Versuche mit Hefepapierkügelchen gaben als Resultat eine Wärmebildung von 0.2—0.1° C. während 7 Tagen. Am achten Tage standen die Thermometer der todten und der lebendigen Papierkügelchen gleich. Beim Zutritt eines Luftstromes wurde keine Erhöhung mehr bemerkbar. Die Hefe schien jetzt ganz todt zu sein.

VI.

Die Wurzelhaare der Pflanzen.

Ein Beitrag zur Biologie und Physiologie dieser Organe.

Von

Dr. Frank Schwarz,

Assistent am botanischen Institute zu Tübingen.

Mit Tafel I und 3 Holzschnitten.

Historische Übersicht.

Bei der Zusammenstellung der älteren Litteratur über das vorliegende Thema war ich häufig gezwungen, auf die Frage nach der Funktion des Wurzelkörpers einzugehen, da ältere Autoren auf die Wurzelhaare nur erst in zweiter Linie Rücksicht nahmen. —

Die erste Erwähnung der Wurzelhaare finden wir bei M. Malpighi.[1] Er hat sie bei der Ulme, der Schwarzpappel, der Weide beobachtet und glaubt in ihnen kleine Röhren vor sich zu haben, in welchen der Nahrungssaft aufsteige und zu den Gefäßen weiter geleitet werde. Er findet sie besonders an jenen Stellen, wo die Erde nicht in unmittelbarem Contact mit der Wurzel steht. Stoßen die Wurzelhaare sodann auf das umgebende Erdreich, so umwachsen sie die einzelnen Bodenpartikelchen und legen sich an dieselben an, so dass sie zwischen letzteren und der Wurzel ausgespannt bleiben. Ein ähnliches Haften der Haare beschreibt Malpighi an den Wurzeln des Epheus.[2]

Fast gleichzeitig (1682) stellte N. Grew in seiner »Anatomy of plants« die Behauptung auf, dass vorzüglich die schwammigen Enden der Wurzeln dazu bestimmt seien, das Einsaugen von Nahrung und Wasser zu besorgen.

Hierzu gesellte sich im Jahre 1768 die Theorie von S. Simon[3], dass die Wurzeln — der Knollengewächse wenigstens — nur Ausscheidungsorgane

1) M. Malpighii opera omnia. Tom. I, altera pars. 1687. p. 156.

2) l. c. p. 140.

1) Zuerst ausgesprochen in seinem Buche: Des Jacintes. 1768. p. 16 ff.

seien, um den überflüssigen Bildungssaft aus der Pflanze zu entfernen. Diese drei Ansichten bildeten die Grundlagen der späteren Forschungen. Hales (1727) und de la Baisse (1733) suchten durch ihre Versuche zu beweisen, dass die größte Menge von Wasser durch die Wurzelspitze aufgesogen werde, während den Wurzelhaaren nur eine untergeordnete Bedeutung zukomme. Senebier [1]) ging noch weiter und bezeichnete als aufsaugendes Organ nur das mit unserer Wurzelhaube identische Wurzelschwämmchen. Eine Ansicht, welcher sich auch Treviranus [2]) anschloss.

Von S. J. Brugmans [3]) und A. P. de Candolle [4]) wurden nun aber gerade diese aufgequollenen Membrantheile der Wurzelhaube für das schleimige, von der Wurzel ausgeschiedene Sekret gehalten, wodurch naturgemäß wieder die wasseraufsaugende Funktion der Wurzelhaare zu Ehren kam.

Unter den ziemlich zahlreichen, nichts Neues producirenden Autoren aus den ersten zwanzig Jahren unseres Jahrhunderts seien nur noch Carradori († 1818) [5]) und Moldenhawer hervorgehoben. Ersterer machte die Beobachtung, dass die Wurzelhaare im Wasser fehlen, woraus er die unmotivirte Schlussfolgerung zog, dass sie überhaupt nicht im Stande wären flüssiges Wasser aufzunehmen, sondern dass sie nur zum Aufsaugen der Luftfeuchtigkeit dienten. Das flüssige Wasser dagegen soll vom Schwämmchen aufgenommen werden. [6]) Nach Moldenhawer [7]) sind die Wurzelhaare den Drüsenhaaren der Blätter zu vergleichen. Sie sollen eine Flüssigkeit absondern, die als Auflösungsmittel der Nährstoffe diene und gewissermaßen dem Speichel der Thiere zu vergleichen sei.

Die erste im wesentlichen richtige Beschreibung der Wurzelhaare gab F. Meyen. [8]) Er ging aus von den aufsaugenden Haaren der Moose und Characeen, darauf hinweisend, dass in diesen Fällen die Wurzelhaare vollständig die Stelle der Wurzeln vertreten. Er hob ferner die allgemeine Verbreitung der Wurzelhaare bei den höheren Pflanzen hervor, untersuchte ihre Entwicklung und, was das Wichtigste ist, er ließ direct gewisse Flüssigkeiten von den Haaren aufsaugen. Er kam auf diese Art zu der Ansicht, dass die Wurzelhaare nur dazu bestimmt seien, die Oberfläche der Wurzel zu ver-

---

1) In seiner Physiologie végétale. 1800.

2) Physiologie der Gewächse. 1835. Bd. I, p. 391.

3) De mutata humorum in regno organico indole a vi vitali vasorum derivanda. 1789.

4) Organographie der Gewächse. 1828. p. 98 (p. 117 des franz. Originals).

5) Degli organi assorbenti delle radice osserv. present. alla Soc. dei Georgofili di Firenze. Citirt nach de Candolle, Organographie végétale p. 117. (p. 98 der deutschen Übersetzung.)

6) Diese Ansicht wurde erst im Jahre 1837 von Ohlert beseitigt (Linnaea, 11. Bd. p. 627).

7) J. P. Moldenhawer, Beiträge zur Anatomie der Pflanzen. 1812. p. 319.

8) Neues System der Pflanzenphysiologie. 1838. Bd. II, p. 6ff.

größern. Ohne weiter darauf einzugehen, erwähnt er, dass die Zahl der gebildeten Haare wahrscheinlich von äußeren Verhältnissen bedingt sei.

Die jetzt zu nennende Arbeit von G. Gasparrini »Richerche sulla natura dei succiatori e la escrezione delle radici« 1856 ist zwar die umfassendste Bearbeitung der Wurzelhaare, bietet jedoch im Einzelnen wenig Neues. Gasparrini hat eine ziemlich große Anzahl von Pflanzen untersucht und mit wenig Ausnahmen überall Wurzelhaare gefunden. Auf die Bedingungen der Wurzelhaarbildung geht er nicht weiter ein, sondern begnügt sich damit, ihre Form, ihren Inhalt u. s. w. zu beschreiben. Die feinsten, in eine gummiartige Masse eingebetteten Erdtheilchen, welche an den Wurzelhaaren haften, hielt er für Ausscheidungsprodukte aus den Haaren. Er ließ sich durch diese vorgefasste Meinung sogar dazu verleiten, Wurzelhaare zu zeichnen (l. c. Taf. VIII), die mit einem abspringenden Deckel versehen sind.

Schacht hat die wesentlicheren Angaben Gasparrini's über die Wurzelhaare in seinem Lehrbuche der Anatomie und Physiologie 1859 II. Theil p. 151 ff. mitgetheilt.

Weit präciser als seine Vorgänger hat Sachs[1]) die Bedeutung und die Funktion der Wurzelhaare klargelegt. Er zeigte, wie die Wurzelhaare mit den Bodentheilchen verwachsen, wodurch die Aufnahme von Nährstoffen naturgemäß sehr erleichtert wird. Durch die nahe Berührung mit den die Bodenpartikelchen umgebenden Wasserschichten wird die Aufsaugung von Flüssigkeiten bewerkstelligt. Ferner hat Sachs das Verdienst, die Auflösung von Gesteinen durch die Wurzeln und ihre Haare unter Vermittlung einer Säurewirkung bewiesen zu haben.[2])

Von den in neuester Zeit erschienenen Arbeiten über Wurzelhaare sind die Abhandlungen von Persecke und Mer zu berücksichtigen, welche die Bildungsbedingungen der Wurzelhaare betreffen. Da ich weiter unten auf diese Arbeiten zurückkommen muss, seien dieselben an dieser Stelle nur kurz erwähnt.

Ich habe in der vorliegenden Untersuchung hauptsächlich auf das Vorkommen und die Bildungsbedingungen der Wurzelhaare Rücksicht genommen, womit nothwendiger Weise eine anatomische Untersuchung dieser Organe verbunden sein musste. Durch Hereinziehung biologischer und physiologischer Momente habe ich es zugleich versucht, eine Erklärung der gefundenen Thatsachen zu geben.

Zur besseren Übersicht gliederte ich meine Arbeit in folgende Abschnitte:

1. Bestimmung und Zweck der Wurzelhaare.

---

1) Handbuch der Experimentalphysiologie. 1865. p. 170. 182.

2) Bot. Zeitung. 1860. p. 118—119. Experimentalphysiologie p. 188.

2. Abhängigkeit der Wurzelhaarbildung von äußeren Faktoren.
3. Das Vorkommen der Wurzelhaare.
4. Anatomie der Wurzelhaare.

Bestimmung und Zweck der Wurzelhaare.

Habitus der Wurzel mit und ohne Haare. — Aufnahme von Nahrung und Wasser. — Vergrößerung der Wurzeloberfläche. — Wurzelhaarbildung als Selbstregulation. — Eindringen der Haare zwischen die Bodentheilchen und die dabei in Betracht kommenden Faktoren. — Verwachsung und Beklebung der Haare mit Erdtheilchen. — Nachweis der dabei wirksamen Schleimschicht und ihre Eigenschaften. — Permeabilität der Wurzelhaarmembran. — Absterben der Haare bei einem bestimmten Alter der Wurzel. — Tod der Haare durch äußere Einwirkungen. — Befestigung der Wurzel im Boden. — Bedeutung der Haare für das Eindringen der Keimlingswurzel. — Vorwärtsdringen der Wurzel im Boden. — Erklärung, warum die Wurzelspitze meist frei von Haaren ist.

Nehmen wir eine im Freien gewachsene Pflanze mit ihren Wurzeln aus der Erde und machen den Versuch, die daran haftenden Bodenpartikelchen abzuschütteln oder abzuwaschen, so werden wir bald sehen, dass uns dies nicht an allen Stellen der Wurzel gelingt. Jene Theile der Wurzel, welche mit jungen lebenskräftigen Haaren versehen sind, bleiben umgeben von einer aus einzelnen Bodentheilchen gebildeten Hülle, vergleichbar einem Höschen, welches die Wurzel bedeckt. Fast ausnahmslos ist die Spitze der Wurzel frei von Haaren, in Folge dessen sie meist rein weiß erscheint, während die älteren Theile der Wurzel ein mehr der Erdfarbe entsprechendes Aussehen haben, was eben davon herrührt, dass die äußerste die Haare tragende Rindenschicht der Wurzel abgestorben und braun gefärbt ist. Das eben Gesagte gilt jedoch nicht für alle Pflanzen, sondern bloß für diejenigen, welche in einem verhältnissmäßig trockenen Boden gewachsen sind. Bei größerer Feuchtigkeit des Bodens sehen wir die Wurzel auch innerhalb der sonst mit lebenden Haaren versehenen Region nur stellenweise von einer Erdhülle umgeben, die sich durch Wasser leicht abspülen lässt. Andere Theile der Wurzeln sind gänzlich frei von Haaren, die Epidermis der Wurzel vollständig glatt. Ähnlich ist es bei Zwiebelgewächsen, Sumpfpflanzen und einigen anderen, erst später zu nennenden Pflanzengruppen.

Ohne vorläufig auf die Ursachen dieser Erscheinungen einzugehen, ersehen wir daraus, dass die Wurzelhaarbildung unter verschiedenen äußere-

ren Bedingungen nicht gleichmäßig vor sich geht, und dass die Wurzel im Stande ist, zu funktioniren, auch ohne Haare.

Die beiden hier in Betracht kommenden Funktionen der Wurzel sind erstens die Aufnahme von Nahrung, Wasser etc., zweitens die Befestigung der Pflanze am Substrat.

Fassen wir nun zunächst die Aufnahme von anorganischer Nahrung und Wasser ins Auge, so müssen wir uns vergegenwärtigen, dass das Wurzelsystem ein in der Erde mehr weniger verbreitetes, weitmaschiges Netz darstellt, dem die Aufgabe zufällt, die einzelnen Schichten und Lagen des Bodens auch auf einige Entfernung hin für die Pflanze nutzbar zu machen. Fehlen nun die Wurzelhaare, so bleibt der zwischen den einzelnen Auszweigungen der Wurzel liegende Theil des Bodens unausgenützt. Dieser Mangel wird sich nicht bemerkbar machen, sobald Wasser und anorganische Nährstoffe für die Pflanze leicht zugänglich sind. Dies findet jedoch constant nur seltener statt, womit denn auch meist ein Fehlen der Haare verbunden ist. Die Regel ist, dass den einzelnen Bodenpartikelchen das Wasser sowohl als die Nährsalze förmlich entrissen werden müssen, da dieselben ja mit einer gewissen Kraft festgehalten werden. Je größer nun die Oberfläche der Wurzel ist, und je inniger der Contact mit den Bodentheilchen, desto besser wird der Zweck der Wurzel erfüllt werden. Beides wird erreicht durch die Ausbildung der Wurzelhaare.

Um mir eine Vorstellung von der Vergrößerung der Oberfläche durch die Wurzelhaare zu verschaffen, ließ ich Wurzeln von Mais und Erbsen in feuchter Luft wachsen, wo die Menge der gebildeten Haare am größten ist. Zur Bestimmung der Oberfläche war es natürlich vor Allem nothwendig, die Zahl der Haare zu ermitteln, was am leichtesten an dünnen Querschnitten geschah. Sodann wurde die Dicke eines solchen Querschnittes gemessen, und die Zahl der Haare für die Wurzellänge eines Millimeters berechnet. Es stellte sich heraus, dass die größte Differenz zwischen den einzelnen Zählungen, z. B. bei Maispflanzen (an scheinbar gleichmäßig behaarten Wurzeln) 150 nicht überschritt, was bei einer Zahl von ungefähr 2000 Haaren wenig in Betracht kommt. Als Länge und Durchmesser der Wurzelhaare wurden Mittelwerthe aus mindestens 12 Messungen genommen.

Zea mais.

(Im feuchten Raume gewachsene Wurzel.)

Mittlere Anzahl der Wurzelhaare auf 1 mm Wurzellänge 1925 (Mittel aus 3 Zählungen).
Länge der Wurzelhaare 0·31 mm.
Durchmesser der Wurzelhaare 0·011 mm.
Durchmesser der Wurzel 1·44 mm.

Zahlder Haare auf 1 qmm Wurzelfläche 425.
Oberfläche der Wurzel für 1 mm Länge
ohne Haare 4·52 qmm,
mit Haaren 25·13 qmm.
Die Oberfläche der behaarten Wurzel ist $5^1/_2$ mal größer.

Pisum sativum.

(Im feuchten Raume gewachsene Wurzel.)

Zahl der Wurzelhaare auf 1 mm Wurzellänge 1094 (Mittel aus 4 Zählungen).
Länge der Wurzelhaare 1·2 mm.
Durchmesser der Wurzelhaare 0·013 mm.
Durchmesser der Wurzel 1·5 mm.
Zahl der Haare auf 1 qmm Wurzelfläche 232.
Oberfläche der Wurzel für 1 mm Länge
ohne Haare 4·71 qmm,
mit Haaren 58·33 qmm.
Die Oberfläche der behaarten Wurzel ist 12·4mal größer.

Scindapsus pinnatus.

(Luftwurzel.)

Zahl der Wurzelhaare auf 1 mm Wurzellänge 4386 (Mittel aus 3 Zählungen).
Länge der Wurzelhaare 1·2 mm.
Durchmesser der Wurzelhaare 0·015 mm.
Durchmesser der Wurzel 2·2 mm.
Zahl der Haare auf 1 qmm Wurzelfläche 313.
Oberfläche der Wurzel für 1 mm Länge
ohne Haare 14·02 qmm,
mit Haaren 261·9 qmm.
Die Oberfläche der behaarten Wurzel ist 18·7 mal größer.

Trianea bogotensis.

(Im Wasser gewachsene Nebenwurzel.)

Bei der geringen Anzahl und der Größe der Wurzelhaare kann ihre Zahl an der Wurzel ziemlich genau bestimmt werden, ohne dass man Schnitte machte.
Länge der Wurzel 7·6 mm.
Durchmesser der Wurzel 0·36 mm.
Zahl der Wurzelhaare darauf 94.

Länge der Wurzelhaare 3·25 mm.
Durchmesser der Wurzelhaare 0·05 mm.
Zahl der Haare auf 1 qmm Wurzelfläche 10·9.
Oberfläche der Wurzel für die Länge von 7·6 mm
ohne Haare 8·58 qmm.
mit Haaren 56·9 qmm.
Die Oberfläche der behaarten Wurzel ist 6·63 mal größer.

Wie stark die Oberfläche der Wurzel vergrößert wird, hängt sowohl von der Zahl als der Länge und Breite der Wurzelhaare ab. Eine Wurzel, die sehr zahlreiche, aber kleine Haare bildet, erreicht dasselbe als eine Wurzel mit weniger, aber größeren Haaren. Es zeigen uns dies die angeführten Bestimmungen an den Wurzeln von Zea mais und Trianea bogotensis. Im ersteren Falle kommen 425 kurze Haare auf 1 qmm, im letzteren Falle nur 11, aber sehr lange und umfangreiche Haare auf dieselbe Fläche. Die Vergrößerung der Oberfläche variirt um Weniges.

Bei Pisum ist die Oberfläche der Wurzel, trotzdem die Anzahl der Haare eine geringere ist, doch bedeutend stärker vergrößert, als beim Mais, weil die Wurzelhaare hier eine größere Länge erreichen.

Den Hauptvortheil gewährt diese Flächenvergrößerung durch Haare, indem die Menge der producirten Haare je nach dem Bedarf der Pflanze variirt. Insofern besteht eine Art Selbstregulation, dass die Haare bei großer Feuchtigkeit des Bodens, also bei erleichterter Zufuhr von Wasser u. s. w., nur in geringer Menge gebildet werden, während die Zahl derselben mit verminderter Feuchtigkeit zunimmt. Die Wurzelhaare sind daher im feuchten Raume nicht nur am zahlreichsten, sondern erreichen hier auch die größte Länge. Mit zunehmender Feuchtigkeit, d. h. mit Erleichterung der Wasserzufuhr, nimmt die Menge der gebildeten Haare ab. Tritt ein Mangel an organischen Nährstoffen ein, kann die Pflanze auch schon bei geringeren Feuchtigkeitsgraden die Wurzelhaarbildung einstellen und auf diese Art Baumaterial sparen.

Ebenso wichtig wie die Vergrößerung der Wurzelfläche ist die Vervollständigung des Contactes mit den Bodenpartikelchen, welche durch die Wurzelhaare erreicht wird. Die Wurzelhaare sind schon vermöge ihrer geringen Größe im Stande, zwischen die kleinsten Erdpartikelchen einzudringen. Wie wir im letzten Abschnitte meiner Arbeit sehen werden, wird dieses Eindringen noch durch verschiedene specifische Eigenschaften des Wurzelhaares unterstützt. Das Wurzelhaar hat das Bestreben, sich in der Richtung senkrecht zur Oberfläche der Wurzel zu verlängern. Stößt es auf einen festen unverrückbaren Körper, so wächst es längs desselben weiter. Hört nun der Widerstand auf, sucht es parallel seiner ursprünglichen Richtung weiter zu wachsen. Auf diese Art ist es im Stande, die einzelnen Lücken des Bodens zu benutzen und in ihnen vorzudringen.

Ferner macht das Haar leicht nutationsähnliche Krümmungen, welche ihm ebenfalls ein Eindringen in den Boden erleichtern.

Durch Feuchtigkeitsdifferenzen werden die Wurzelhaare zu keinen hydrotropischen Krümmungen veranlasst. Man kann dies an Luftwurzeln beobachten, die an feuchten Wänden hinabwachsen. Die Haare stehen alle senkrecht auf der Wurzelfläche und wachsen so lange geradlinig weiter, bis sie mit der Wand in Berührung kommen.

Dasselbe Resultat erhält man, wenn man Wurzeln von Pisum oder von Mais an feuchten Torfplatten wachsen lässt. Ebenso verändern die Haare von Wurzeln, die zwischen zwei Torfplatten wachsen, nur dann ihre Wachsthumsrichtung, wenn sie direkt auf den festen Körper stoßen. Die über Wasser in feuchter Luft befindlichen Haare (wo ein Theil der Wurzel in's Wasser ragt) wachsen, ohne eine Ablenkung zu zeigen, parallel der Wasserfläche weiter.

Ist das Haar zwischen die Bodentheilchen eingedrungen, so wird durch die Beklebung desselben mit den Erdkörnchen ein noch innigerer Contact erzielt. Ein Theil dieser Erdpartikelchen, und zwar meistens die gröberen Körnchen, wird dadurch festgehalten, dass das Wurzelhaar sie umschlingt und mit ihnen förmlich verwächst, wie wir dies an den Fig. 3 und 7 sehen. Der bei weitem größere Theil der Erdhülle haftet jedoch nur an der Oberfläche des Wurzelhaares.

Dieses Haften der Erdtheilchen wird durch die Verschleimung der äußersten Schicht der Membran erreicht.

Die Membran des Wurzelhaares besteht aus zwei Theilen: einer inneren scharf abgegrenzten, bestimmt contourirten Schicht, die sich mit Chlorzinkjod meist blau färbt, und einer äußeren, im ungefärbten Zustande schwer zu unterscheidenden, veränderlichen Schleimlage. Dieselbe färbt sich mit Chlorzinkjod gelblich braun. Sie entspricht der Cuticula oberirdischer Pflanzentheile und in der That sehen wir z. B. an den Außenwänden von Maiswurzeln, die aus Stengelknoten entspringen, eine deutliche Cuticula ausgebildet, so lange die Wurzel in Berührung mit Luft steht, während sich an den in der Erde befindlichen Außenzellen der Rinde nur die erwähnte Schleimschicht befindet.

Besonders schön sieht man die Zweischichtigkeit der Wurzelhaarmembran an den Haaren von Taxus baccata. Dieselben verhalten sich unter dem Mikroskop optisch verschieden. Die innere Lage erscheint auf dem optischen Querschnitt roth, die äußere blau.

Will man bei anderen Pflanzen diese Schleimschicht nachweisen, ist es nothwendig, nur in sehr trockener Erde gewachsene Haare zu untersuchen, da bei etwas größerer Feuchtigkeit ein zu starkes Aufquellen, eventuell eine Lösung resp. Vertheilung des Schleimes eintritt.[1])

1) Mit Jod, mit Jodschwefelsäure, verdünnten Anilinlösungen tritt keine Färbung ein. Dagegen fand ich, dass diese gummöse Schicht sich durch eine wässerige oder

Es mag dies der Grund sein, weshalb wir weder bei Sumpf- und Wassergewächsen, noch bei in sehr feuchter Erde erzogenen Landpflanzen eine Beklebung der Wurzelhaare finden. Es gibt jedoch auch Pflanzen, an deren Wurzelhaaren überhaupt niemals Erdtheilchen haften. Zu diesen gehören Tradescantia erecta, Thesium pratense, Allium fistulosum, Lilium candidum, Ranunculus ficaria.

Diese Eigenschaft der leichten Quellbarkeit setzt die Wurzelhaarmembran in den Stand, selbst die kleinsten Körnchen und Bodentheilchen zu umgeben und einzuschließen. Verweilt die Wurzel längere Zeit in trockenem Boden, so zieht sich die Gallerthülle zusammen und wird nach längerer Zeit starr. An jenen Stellen (vgl. Fig. 5), wo nur wenig oder kleine Körnchen haften, finden wir daher dieselben entweder an der Außenseite der Gallertschicht kleben oder etwas in diese Schicht eingedrückt, so dass sie fast auf der inneren Membranschicht liegen. Andere Stellen, die mehr beklebt sind, zeigen hier größere und kleinere Körnchen resp. Erdpartikelchen in einer hyalinen Schicht liegen, welche wir als identisch mit der eben besprochenen Gallertschicht erkennen. Dass die Körnchen wirklich festgehalten werden, wird uns auch noch dadurch bewiesen, dass wir selbst an den kleinsten Körnchen niemals die Brown'sche Bewegung wahrnehmen. Nach der Erstarrung der Gallertschicht bringt selbst die Behandlung mit Kali nur ein schwaches Aufquellen zu Stande. Nur zwischen der inneren Membran und der Schicht anhaftender Körnchen nimmt man einen schmalen Saum wahr.

Die Gallerthülle hat keine eigentlich klebenden Eigenschaften, sondern befestigt die einzelnen Theilchen nur durch das Umfließen. Wir ersehen dies daraus, dass kleine Körnchen, auf Wurzelhaare gestreut, an denselben nicht kleben blieben, sondern selbst nach längerer Berührung leicht abgespült werden konnten. Lässt man dagegen eine mit Wurzelhaaren versehene Wurzel auf einem festen Gegenstande langsam eintrocknen, so haften die Haare außerordentlich fest an demselben und können nur mit einiger Gewalt abgerissen werden.

besser noch alkoholische Lösung von Carminsäure schön roth färbt. Dieses aus der Cochenille dargestellte Präparat eignet sich vorzüglich zur Färbung von derartigen gummösen Substanzen. Etwas weniger gut färbt Carthamin, der Farbstoff des Safflor. Man löst etwas von diesem Farbstoff in wenig kohlensaurem Natron und neutralisirt sodann mittelst Citronensäure. Besonders wird Cellulose schön tingirt. Sehr vortheilhaft ist auch die Färbung mit Anilinschwarz, wodurch die Gallerthülle violett erscheint. Will man andere Anilinfarben anwenden, ist es nothwendig, die Wurzeln 12—18 Stunden in einer Gerbstofflösung liegen zu lassen. Wendet man nach diesem Einlegen z. B. Methylgrün an, so erscheint die innere Membran zufolge ihres stärkeren Lichtbrechungsvermögens mehr gelblich, während die äußere gummöse Schicht blassgrün erscheint. Nach längerem Liegen (14 Stunden) in dem Farbstoff nahm die äußere Membran eine mehr blaue Farbe an, wodurch sie sich noch besser abhob. Hämatoxylinlösung (zu gleichen Theilen Wasser und Alkohol) färbte die innere Membran röthlich, die äußere Schicht violett.

Der Vortheil, den eine Umhüllung mit einer solchen Gallerte gewähren muss, ist ein in die Augen springender. Erstens kann sich die von der Wurzel ausgeschiedene Säure leicht in dieser Schicht verbreiten und so lösend auf die Bodenpartikelchen wirken, zweitens muss die Gallertschicht dem Haare einen gewissen Schutz vor zu schnellem oder plötzlichem Austrocknen gewähren. Es wäre dies eine Analogie zu den z. B. am Scheitel von Riccia vorkommenden Schleimmassen, welche den Zweck haben, durch Ansammlung von Flüssigkeit den zarten Scheitel zu schützen.

Man könnte glauben, dass durch eine derartige Umhüllung des Wurzelhaares der Durchgang gelöster Stoffe erschwert würde; dies findet jedoch nicht statt. Wir erkennen dies aus der Leichtigkeit, mit der Farbstoffe, die zur inneren Celluloseschicht gelangten, beim Einlegen in Wasser wieder ausgewaschen wurden.

Die innere sehr dünne Membranschicht ist ebenfalls sehr permeabel. Salzlösungen dringen binnen kurzer Zeit ein und bewirken die bekannte Contraction des Inhaltes. Ebenso tritt sehr schnell durch Verdunstung ein Collabiren des Haares ein, sobald es einer zu trockenen Atmosphäre ausgesetzt ist, was man sich bei der Zartheit der Membran leicht erklären kann. Die Dicke derselben schwankt bei den von mir untersuchten Pflanzen zwischen 0·0006—0·0010 mm, und nur bei den Haaren der Luftwurzeln war sie um ein geringes stärker (bis zu 0·0012).

Diese Zartheit der Wurzelhaare hat jedenfalls große Vortheile für die Stoffaufnahme. Zugleich tritt aber sehr leicht ein Absterben derselben ein. Hat eine bestimmte Stelle der Wurzel ein gewisses Alter erreicht, gehen alle Haare zu Grunde. Die Wurzelhaare collabiren, bräunen sich und werden schließlich vollständig desorganisirt. Zugleich stirbt die Epidermis der Wurzel ab. Dieses Absterben erfolgt noch vor der Peridermbildung unter der Oberfläche der Wurzel und ist unabhängig von derselben. Es erfolgt, ob die Wurzel in Wasser, in feuchter oder trockener Erde vegetirt. Bei Maispflanzen blieben die Haare bis zu einer Länge von 20 cm von der Wurzelspitze an gerechnet noch turgescent, während sie bei anderen dünneren Wurzeln, z. B. von Avena sativa, schon 6—10 cm hinter der Wurzelspitze collabirt waren. Auch an Luftwurzeln erfolgt das Absterben der Haare schon in geringerer Entfernung.

Wir dürfen uns jedoch nicht vorstellen, dass die Wurzelhaare bis zu diesen Grenzen sämmtlich lebendig bleiben, da äußere Bedingungen und Einflüsse sehr leicht den Tod dieser Organe hervorrufen. Im feuchten Raume sterben dieselben schon nach 4—5 Tagen ab.

Auch beim plötzlichen Wechsel von großer Feuchtigkeit und Trockenheit gehen viele Haare zu Grunde. Namentlich findet dies statt, wenn man die Haare von den in Wasser gewachsenen Wurzeln in feuchte Luft bringt. Beim umgekehrten Umsetzen von feuchter Luft in Wasser bleiben die junge-

ren Haare erhalten und nur die älteren sterben ab. Das Absterben der Haare bei einem solchen Wechsel ist nicht nothwendig mit dem Zugrundegehen der ganzen Wurzel verbunden, wenn letzteres auch in einzelnen Fällen eintritt. Nach dem Vorgange von Sachs hat man angenommen, dass beim Umsetzen der Wurzeln aus Erde eine große Zahl von Haaren abgerissen würde und hiedurch die ganze Wurzel zu Grunde ginge, sobald sie dann in Wasser oder sehr feuchte Erde käme. Bei sehr trockener auseinanderfallender Erde kann man ein solches Abreißen der Haare vollständig vermeiden und trotzdem gehen die Wurzeln gewisser Pflanzen beim Umsetzen zu Grunde. Die aus dem feuchten Raume in Wasser gebrachten Haare platzen häufig und sterben auf diese Art ab.

In gleicher Weise, wie die Stoffaufnahme durch die Wurzel vermittelst der Wurzelhaare erst vervollständigt wird, gewähren die Haare auch für die Befestigung der Wurzel im Boden gewisse Vortheile. Da es viele Wurzeln ohne Haare gibt, die trotzdem funktionsfähig sind, ist es von vorn herein klar, dass solche Wurzeln auch ohne Haare in den Boden einzudringen vermögen.

Ebenso leuchtet dagegen ein, dass ein Herausziehen der Wurzel aus dem Boden durch die Haare sehr erschwert wird, und dass die Wurzelhaare der vorwärts dringenden Wurzel einen gewissen Widerhalt gegen die Widerstände des Bodens gewähren müssen. Bedarf es doch auch einer geringeren Kraft, einen glatten Stock aus der Erde zu ziehen, als wenn dieser vermittelst kleiner Widerhaken in dem Boden befestigt wäre.

Ein Herausschieben der Wurzel kann man sehr leicht bei jungen Keimpflanzen sehen, wenn die Wurzel in Folge großer Feuchtigkeit haarlos geblieben ist und der Widerstand des Bodens ziemlich groß. Da nun aber die Wurzel über dem Boden gewissermaßen in einem feuchten Raume wächst, bedeckt sie sich hier mit zahlreichen Haaren, die dann das Eindringen der Wurzel erleichtern.

Wie schon Darwin[1]) erwähnt, dienen Wurzelhaare häufig dazu, den keimenden Samen an Steinen und anderen festen Gegenständen zu befestigen und so das Eindringen der ersten Wurzel in den Boden zu unterstützen. Wir werden in dem Abschnitte über das Vorkommen der Wurzelhaare mehrere Fälle kennen lernen, wo eine besondere Anhäufung von Wurzelhaaren an bestimmten Stellen von Keimpflanzen für eine specielle Anpassung an den eben genannten Zweck spricht. Es sei hier nur darauf verwiesen.

Wichtiger ist die Beihilfe, welche die Wurzelhaare beim weiteren Vorwärtsdringen der Wurzel im Boden gewähren. Dieselben sollen einen Halt gegen die Widerstände des Bodens bilden. Dabei ist es jedoch

1) Ch. Darwin, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. 1881. p. 471—472.

von Wichtigkeit, dass die Beweglichkeit der Wurzelspitze nicht gehindert werde. Die durch Contact, Feuchtigkeit, Schwerkraft inducirten Reize würden zum Theil illusorisch, wenn die Wurzelspitze durch Wurzelhaare an die Bodentheilchen angeheftet wäre. Ebenso könnte hiedurch das Wachsthum der Wurzel gehemmt werden. Wir sehen daher die Wurzelhaare fast überall erst in einiger Entfernung unterhalb der Wurzelspitze auftreten. Interessant ist es nun, wie bei langsamem Wachsthum und bei großen Bodenwiderständen die Wurzelhaare näher an die Spitze heranrücken, als bei leichtem Vordringen der Wurzel. Ebenso bedarf eine dünnere Wurzel eines besseren Widerhaltes, weil sie leichter einem Abbiegen ausgesetzt ist, weshalb auch hier der Abstand der ersten Haare von der Wurzelspitze ein geringerer ist.

Einige Zahlen mögen dies beweisen:

Pisum sativum. Hauptwurzel.

	Beginn der ersten Wurzelhaare hinter der Spitze.
In Kanälen, welche in feuchte Sägespäne gestoßen waren, wachsend, Wachsthum sehr schnell, Widerstand des Bodens 0	8, 9.8, 11, 13.7 mm
In Erde wachsend, welche ziemlich trocken war, Wachsthum gehemmt, Widerstand des Bodens groß.	3.4, 2.1, 2.8, 4 mm

Zea mais. Hauptwurzel.

	Beginn der ersten Wurzelhaare hinter der Spitze.
Im feuchten Raum	7—8 mm
In feuchter Erde	3.4, 3.7, 3.2, 6.9, 3.7 mm

Absichtlich habe ich hier nur die im Allgemeinen ungefähr gleich dicken Hauptwurzeln mit einander verglichen, da zwischen den dicken Haupt- und Nebenwurzeln einerseits und den feineren Nebenwurzeln andererseits ein bedeutender Unterschied besteht.

Zea mais (die Pflanze wurde jeden Tag begossen).

Nackte Spitze.
Hauptwurzel: 3·7, 3·4, 3·7 mm.
Starke Nebenwurzel: 3·4, 3·0, 2·9 mm.
Feine Nebenwurzel: 0·6, 0·5, 1·0 mm.

Pisum sativum (die Pflanze wurde jeden dritten Tag begossen).

Nackte Spitze.
Hauptwurzel: 3·4, 3·0 mm.
Starke Nebenwurzel: 3·8, 3·7, 3·8 mm.
Feine Nebenwurzel: 1·1, 1·9, 1·5, 1·8, 1·3 mm.

Die Regel ist, dass die Wurzelhaare bei langsamerem Wachsthum $^3/_4$—1 mm, bei schnellerem Wachsthum 2—3 mm hinter der Wurzelspitze beginnen. Bei sehr zarten Wurzeln, z. B. bei Poa pratensis, waren die ersten Haare nur 0·11 mm von der Wurzelspitze entfernt.

An der äußersten Spitze der Wurzel werden Haare nur bei einigen Crassulaceen gebildet, z. B. bei Sedum Andersoni, Sempervivum Funkii, und nach den Angaben von Westermaier und Ambronn [1]) auch bei Azolla caroliniana.

Bei den Crassulaceen sind diese merkwürdigen Ausnahmen von der sonst so allgemeinen Regel wohl dadurch verursacht, dass jene Pflanzen immer nur in sehr harter trockener Erde wachsen, die ihrem Vorwärtsdringen einen bedeutenden Widerstand entgegensetzt. Bei Azolla, wo die Haare erst nach dem Abwerfen der Wurzelhaube entstehen, mag die Zartheit der Wurzel eine derartige Einrichtung vortheilhaft erscheinen lassen.

Die Beobachtung der hier angeführten Thatsachen wird dadurch erschwert, dass unter gewissen Bedingungen, wie z. B. bei zu großer Feuchtigkeit, die Haarbildung stellenweise ganz unterbleibt. Es wird daher leicht eine zu große haarlose Strecke beobachtet.

Eine Erklärung der Thatsache wird uns dadurch gegeben, dass bei langsamem Wachsthum überhaupt, auch wenn der Widerstand des Bodens 0 ist, die Haare näher an die Spitze heranrücken. Wir können dies an Pflanzen sehen, von denen nur der untere Theil des Wurzelsystems in Wasser ragt, während die übrigen neu entstehenden Wurzeln sich im feuchten Raume befinden. Die meisten Nebenwurzeln zeigten eine nackte Spitze von $2^1/_2$—3 mm, während bei schnellem Wachsthum im feuchten Raume die nackte Spitze 5—6 mm betrug.

1) Über eine biologische Eigenthümlichkeit der Azolla caroliniana. Abhandl. des bot. Vereins der Prov. Brandenburg XXII, p. 58.

Abhängigkeit der Wurzelhaarbildung von äufseren Factoren.

Die Angaben von K. PERSECKE und E. MER. — Abhängigkeit der Wurzelhaarbildung von der Feuchtigkeit. — Wachsthumsgeschwindigkeit der Wurzel bei verschiedener Feuchtigkeit. — Verschiedene Reaktionsfähigkeit der einzelnen Pflanzen. — Ausbildung des ganzen Wurzelsystems in feuchter und trockener Erde. — Maximum der Wurzelhaarbildung. — Unterdrückung der Haare durch mangelnde Feuchtigkeit. — Correlation zwischen Wachsthumsgeschwindigkeit und Behaarung. — Direkte Wirkung auf die Oberflächenzellen der Wurzel. — Analoge Wirkungen. — Widerstand des Bodens. — Nutation. — Reizwirkung von Bodentheilchen bei Elodea, bei Luftwurzeln. — Einfluss der vorhandenen Nährstoffmenge. — Licht und Schwerkraft. — Periodische Bildung von Haaren. — Beschränktes Auswachsen der Epidermiszellen der Wurzel. — Akropetale Anlegung der Wurzelhaare.

Aus dem Vorhergehenden ersehen wir, welche bedeutenden Vortheile der Pflanze durch eine ausgiebige Produktion von Wurzelhaaren geboten sind. Wenn deshalb den bei weitem zahlreichsten Gewächsen die Fähigkeit zukommt, Haare zu bilden, gibt es hingegen auch gewisse äußere Faktoren, welche eine Behaarung gänzlich oder theilweise hintanhalten können.

Wie bereits in unserer historischen Übersicht angedeutet wurde, haben sich R. PERSECKE und E. MER mit den Ursachen dieser Erscheinung befasst, die dabei in Betracht kommenden Fragen jedoch nur in sehr unvollständiger Art und Weise gelöst.

PERSECKE [1]) legte dar, wie die Zahl der producirten Haare bei Steigerung der Feuchtigkeit abnimmt, ohne dass er auf eine nähere Untersuchung dieser einfachen Thatsache eingegangen wäre. Er gibt ferner an, dass einige Pflanzen in Wasser noch Haare bilden, wenn auch weniger als sonst, während andere in Wasser gänzlich unbehaart sind. Diese verschiedenartige Wirkung auf einzelne Pflanzen hat nichts besonders Auffälliges, da ja bei den Wasserpflanzen, die überhaupt noch zur Wurzelhaarbildung befähigt sind, sich die Zahl der vorhandenen Wurzelhaare als unabhängig von der Feuchtigkeit erweist.

MER verfügt über eine größere Anzahl von Versuchen, aus denen er in seiner ersten Abhandlung [2]) den Schluss ziehen zu können glaubt, dass eine Hemmung im Längenwachsthum der Wurzel nothwendig sei, um die Wurzelhaarbildung zu steigern. Er stellt sich dies so vor, dass bei der Hemmung des Längenwachsthums der Wurzel die plastischen Stoffe in gleicher Weise nach der Wurzelspitze hingeschafft würden, wie sonst, und

1) Über die Formveränderung der Wurzel in Erde und Wasser. Leipzig, Diss. 1877.

2) Recherches expérimentals sur les conditions de développement des poils radicaux. Compt. rend. 1879. T. 88. p. 665 ff.

da sie dann zur Verlängerung der Wurzel keine Verwendung fänden, zur Bildung von Wurzelhaaren den Anstoß geben müssten. Dies soll nun besonders in eklatanter Weise im feuchten Raume stattfinden. Mer vergisst dabei, dass eine Hemmung im feuchten Raume erst später bei einem Mangel an Wasser eintritt, während anfangs die Wurzel sehr schnell wächst und dennoch Haare bildet.

In seiner zweiten Abhandlung [1]) gibt Mer die Thatsache, dass die Wurzeln in Wasser am langsamsten wachsen, langsamer als in Erde und im feuchten Raume, ohne dass er daraus den natürlichen Schluss zieht, dass dann auch hier eine Ansammlung von plastischen Stoffen stattfinden müsse, die zur Wurzelhaarbildung führt. Demnach ist es keine eigentliche Aufklärung der Thatsachen, wenn Mer bei den Wurzeln einfach zwischen einem »facies terrestre« und einem »facies aquatique« unterscheidet. Diese Unterscheidung zwischen Land- und Wasserhabitus bezieht sich eigentlich mehr auf die Ausbildung des ganzen Wurzelsystems, worauf wir in unserer Abhandlung weniger Rücksicht zu nehmen haben.

Beide Autoren stimmen darin überein, dass sie eine zahlreiche Produktion von Haaren nur bei Verlangsamung des Wachsthums annehmen. Eine Ansicht, die mit den Thatsachen nicht übereinstimmt. Wenn ich eine in sehr trockener Erde gewachsene Wurzel mit einer in weniger trockenem Boden gewachsenen Wurzel vergleiche, werde ich bei letzterer allerdings auf den qmm Wurzeloberfläche eine geringere Anzahl von Haaren finden als bei der ersteren. Dafür ist die in feuchterem Medium erzogene Wurzel bedeutend länger geworden, so dass die absolute Zahl der producirten Haare hier größer ist als im anderen Falle.

Unter normalen Bedingungen, d. h. denjenigen Bedingungen, welchen die Wurzel angepasst ist, wird das Maximum der Wurzelhaarbildung mit dem Maximum der Wachsthumsenergie zusammenfallen. Die Wachsthumsenergie wird nun am größten sein bei dem günstigsten Verhältniss zwischen Luftzutritt und Feuchtigkeit, beim Optimum der Temperatur, einem Überschuss von Baumaterial und geringem Widerstand des Bodens. Jenachdem einer dieser verschiedenen Faktoren eine Hemmung des Wachsthums hervorgerufen hat, wird auch die Wirkung auf die Wurzelhaarbildung eine verschiedene sein. Ferner ist dabei zu berücksichtigen, dass das endliche Resultat sich nach der variirenden Reaktionsfähigkeit und Empfindlichkeit der einzelnen Pflanzen richtet.

Die am meisten auffallende Erscheinung ist die Abhängigkeit der Wurzelhaarbildung von der Feuchtigkeit und der damit verbundenen schwierigeren oder leichteren Aufnahme von Wasser durch die Pflanze.

Als unabhängig von der variirenden Feuchtigkeit sind

1) Compt. rend. 1879. T. 88. p. 1277.

von vorn herein jene Pflanzen auszunehmen, die sich constant unter Wasser befinden, wenn auch ihre Wurzeln in Schlamm oder Erde wachsen. Allerdings gibt es Pflanzen, deren Wurzeln im Wasser keine Haare bilden, während die Wurzeln im Contact mit dem Boden dicht behaart sind. Da ich später auf diesen Punkt zurückkommen werde, sei an dieser Stelle nur erwähnt, dass hier keineswegs ein durch den Boden ausgeübter Contactreiz wirksam ist, sondern dass hier ebenfalls nur eine Anpassungserscheinung an die schwierigere Wasseraufnahme vorliegt.

Die Wurzeln der Landpflanzen dagegen bedürfen zu ihrem Gedeihen außer der nöthigen Menge von Wasser auch noch eine reichliche Zufuhr von Luft. Wird dieselbe der Wurzel nur im gelösten Zustande mit dem Wasser zugeführt, wie dies bei einer Wassercultur oder in sehr feuchtem Erdboden stattfindet, so tritt eine Verlangsamung des Längenwachsthums der Wurzel ein und zugleich eine Hemmung der Wurzelhaarbildung.

Den experimentellen Nachweis, dass die Wurzeln im Wasser am langsamsten, langsamer als in mäßig feuchter Erde und im dampfgesättigten Raume wachsen, hat eigentlich schon SACHS[1]) geliefert. Ich modificirte seine Versuche in der Art, dass ich die Wurzeln, welche für den feuchten Raum bestimmt waren, in Kanälen wachsen ließ, welche in feuchte Sägespäne gestoßen waren. Ohne dass die Wurzeln mit den feuchten Sägespänen in Berührung kamen, trat hier keine solche Verminderung der Feuchtigkeit ein, welche das schließliche Aufhören des Wachsthums im dampfgesättigten Raume — wie SACHS angibt — zur Folge haben muss.

Versuch mit **Pisum sativum.**

Ich ließ die Wurzeln zuerst in feuchten Sägespänen ankeimen, brachte die möglichst gleichartigen in Wasser, resp. Erde oder dampfgesättigten Raum, wo sie zwei Tage verweilten, bevor sie zum ersten Male gemessen wurden. Nach 22 Stunden wurden sie zum zweiten Male gemessen. Ihr Zuwachs betrug in dieser Zeit:

A. in Wasser	B. in feuchter Erde	C. in feuchter Luft
$11\frac{1}{2}$	18	$27\frac{1}{2}$
10	$24\frac{1}{2}$	$24\frac{1}{2}$
7	18	14
$11\frac{1}{2}$	$23\frac{1}{2}$	30
12	22	27
9	$24\frac{1}{2}$	32
$10\frac{1}{2}$	$22\frac{1}{2}$	$26\frac{1}{2}$
	$20\frac{1}{2}$	27
Mittel **10.2** mm	Mittel **21.7** mm	Mittel **26.1** mm

Die in Wasser cultivirten Wurzeln zeigten keine Haare, während die Wurzeln von B und C dicht behaart waren.

1) Arbeiten des Würzb. Instituts. Bd. I. Heft 3. 1873. p. 410.

Bei dem einen Theil der Pflanzen wird durch zu große Feuchtigkeit die Wurzelhaarbildung gänzlich unterdrückt, während sie bei dem anderen Theil der Pflanzen nur geschwächt und vermindert wird. Es äußert sich hierin eben die verschiedene Reaktionsfähigkeit der einzelnen Pflanzen.

Man kann sich hiervon überzeugen, wenn man in ein und denselben Topf mit mäßig feuchter Erde Samen von Zea mais und Allium porrum legt. Die letztere Pflanze wird schon bei viel geringerer Feuchtigkeit die Wurzelhaarbildung einstellen als der Mais, der jedoch im Wasser ebenfalls haarlos bleibt.

Am wenigsten Feuchtigkeit scheinen die Zwiebelgewächse zu vertragen, da dieselben häufig schon zwischen constant feucht gehaltenem Fließpapier haarlos bleiben. Ich überzeugte mich hiervon an Muscari botryoides und Allium cepa.

Nach meinen Untersuchungen und den Angaben Persecke's[1]), die ich zumeist prüfte, bilden folgende Pflanzen im Wasser noch Haare:

Avena nuda	Fagopyrum esculentum
Avena sativa	Hordeum vulgare
Biscutella auriculata	Panicum miliaceum
Bromus secalinus	Setaria italica.
Brassica napus	

Die Haarbildung unterbleibt im Wasser bei:

Acorus calamus	Lupinus albus
Allium cepa	Lythrum salicaria
Allium porrum	Ornithopus sativus
Cicer arietinum	Pharbitis nil
Cicuta occidentalis	Phaseolus communis
Cicuta virosa	Phaseolus multiflorus
Cucurbita pepo	Pisum sativum
Helianthus annuus	Ricinus communis
Hyacinthus orientalis	Zea mais.

Zumeist habe ich die Keimlinge dieser Pflanzen untersucht. Die Wurzeln derselben verhalten sich jedoch gleich wie die Wurzeln der erwachsenen Pflanze. Die Haarbildung unterbleibt sowohl bei länger dauernden Wasserculturen, als auch bei sehr feuchter Witterung an den im freien Land wachsenden Pflanzen.

Die Folge des langsameren Wachsthums der Wurzel in Wasser und sehr feuchter Erde ist ferner, dass das ganze Wurzelsystem der Pflanze eine geringere Ausbildung erfährt. Die Pflanze sucht sich hierdurch den gegebenen Bedingungen anzupassen. Da bei größerer Feuchtigkeit die Aufnahme von Wasser und in Wasser gelösten Stoffen bedeutend

1) l. c. p. 19.

erleichtert sein muss, ist dem entsprechend sowohl an den Haaren, als an der Ausbildung des Wurzelsystems gespart.

Die verschiedene Empfindlichkeit der einzelnen Pflanzen macht sich hier ebenfalls geltend, was unser Versuch mit Tradescantia beweist. Die Ausbreitung des Wurzelsystems dieser Pflanzen wird durch die Feuchtigkeit nur wenig gestört.

Triticum vulgare.

Die Gesammtlänge der gebildeten Wurzeln betrug

1) In mit Wasser übersättigtem Boden:
504, 601, 507, 682, 294, 207 mm.
Für 1 Pflanze im Mittel **365** mm.

2) In mäßig feuchter Erde:
539, 583, 755, 754, 694, 760, 795 mm.
Für 1 Pflanze im Mittel **668** mm.

3) In trockner Erde:
215, 410, 404, 347, 400, 345, 475 mm.
Für 1 Pflanze im Mittel **371** mm.

Die Pflanzen in 1) sind fast gänzlich unbehaart, in 2) mäßig, in 3) dicht behaart.

Panicum miliaceum.

Die Gesammtlänge der gebildeten Wurzeln betrug

1) In mit Wasser übersättigtem Boden:
47, 44, 51, 44, 50, 56, 53, 51 mm. Mittel **49.5** mm.

2) In mäßig feuchter Erde:
80, 58, 65, 70, 76, 68, 63, 74, 65, 78 mm. Mittel **69.7** mm.

3) In trockner Erde:
68, 63, 60, 74, 62, 59, 65, 66 mm. Mittel **64.6** mm.

Helianthus annuus.

Die Gesammtlänge von Haupt- und Nebenwurzeln betrug

1) In mit Wasser übersättigtem Boden:
875, 694, 697 mm. Im Mittel **755** mm.

2) In mäßig feuchter Erde:
1387, 1285, 1110, 1896 mm. Im Mittel **1419** mm.

3) In trockener Erde
824, 838, 1030, 710 mm. Im Mittel **867** mm.

Tradescantia erecta.

Die Gesammtlänge der gebildeten Wurzeln betrug

1) In Boden, der mit Wasser übersättigt war:
131, 149, 128, 107 mm. Im Mittel **129** mm.

2) In Boden, der mäßig feucht erhalten wurde:
151, 155, 121, 130, 124 mm. Im Mittel **136** mm.

3) In etwas trockenerem Boden:
130, 132, 135, 149, 144 mm. Im Mittel **138** mm.

4) In wenig feuchtem Boden:
117, 115, 90, 80, 102 mm. Im Mittel **101** mm.

Wir haben gesehen, wie mit der Hemmung des Längenwachsthums der Wurzel durch große Feuchtigkeit eine bedeutende Reduktion der Haare verbunden ist. Durch zu geringe Feuchtigkeit dagegen wird ebenfalls das Längenwachsthum der Wurzel gehemmt, zugleich tritt jedoch scheinbar eine Vermehrung der Wurzelhaare ein. Meine weiter unten angeführten Versuche mit Mais- und Erbsenwurzeln beweisen, dass die Zahl der Wurzelhaare auf 1 qmm Wurzeloberfläche zwar zunimmt, dass dafür jedoch die Gesammtzahl der Haare zurückgeht. Dieses Zurückgehen der Wurzelhaarbildung kann nun unter bestimmten Bedingungen bis zur gänzlichen Unterdrückung der Wurzelhaarproduktion führen.

Es wird hierdurch die Anschauung begründet, dass es ein Minimum von Feuchtigkeit gibt, bei welchem die Wurzelhaarbildung beginnt, ein Optimum von Feuchtigkeit, wo sie ihren Höhepunkt erreicht, und ein Maximum, wo sie gänzlich oder theilweise unterdrückt wird.

Versuch mit **Pisum sativum.**

Ich ließ die Samen zuerst in feuchten Sägespänen ankeimen, bis die Wurzeln ungefähr 20—30 mm lang waren. Sodann wurden Wurzeln 15 mm unterhalb der Spitze mit einer Tuschmarke versehen und vorsichtig theils in sehr trockene, theils in minder trockene Erde eingesetzt. Um eine Abnahme von Feuchtigkeit zu verhindern, wurden die Versuchstöpfe im dampfgesättigten Raum gehalten. Die markirten Wurzeln waren selbstverständlich vor dem Versuche unbehaart. Die Zahl der Haare nach dem Wachsen in Erde wurde nach der p. 139 angegebenen Methode bestimmt.

	Länge des Zuwachses in mm	Länge der behaarten Wurzelstrecke in mm	Zahl der Haare darauf	Durchmesser der Wurzel in mm	Zahl der Haare auf 1 qmm	Mittlere Zahl der Haare auf 1 qmm
a) Trockene Erde	2	4.4	5 940	0.78	551	497
	$6\frac{1}{2}$	8.5	11 824	1.0	443	
b) Feuchtere Erde	48	46	24 610	0.87	213	240
	$63\frac{1}{2}$	49	32 928	0.8	267	

Der Zuwachs der Wurzeln betrug:
in trockener Erde 2, 3, 6, 3, 2, 2, $6\frac{1}{2}$ mm. Im Mittel 3.5 mm,
in feuchterer Erde 48, $63\frac{1}{2}$, 55, 61, 67 mm. Im Mittel 58.9 mm.

Versuch mit **Zea mais.**

Der Versuch wurde in derselben Art wie der vorige angestellt.

	Länge des Zuwachses in mm	Länge der behaarten Wurzelstrecke in mm	Zahl der Haare darauf	Durchmesser der Wurzel in mm	Zahl der Haare auf 1 qmm	Mittlere Zahl der Haare auf 1 qmm.
a) Trockene Erde	64	$59^1/_2$	32 784	1.0	175.5	241.4
	57	53	53 212	1.1	290.7	
	48	42	36 120	1.06	258.0	
b) Feuchtere Erde	93	86	46 010	1.15	148.1	208.3
	95	99	72 468	1.06	219.8	
	78	74	63 492	1.06	257.6	

Der Zuwachs der Wurzeln betrug:
in trockener Erde 57, 40, 69, 51, 56, 64, 48 mm. Im Mittel 55 mm.
in feuchterer Erde 93, 90, 76, 91, 88, 95, 78 mm. Im Mittel 87.3 mm.

Zur Überzeugung, dass bei einem gewissen Minimum an Feuchtigkeit zwar noch Wachsthum der Wurzel, aber keine Haarbildung mehr stattfindet, gelangte ich durch die Beobachtung von Luftwurzeln. Dieselben produciren in mäßig feuchter Luft keine Haare; sobald man sie jedoch in einen mit Wasserdampf erfüllten Raum leitet, bedeckt sich der ganze apikale Theil der Wurzel dicht mit Haaren, ebenso verhält es sich, wenn man die Wurzeln in Wasser oder in Erde wachsen lässt. Im feuchten Raum fällt jeder Contactreiz, durch welchen etwa Wurzelhaare hervorgerufen werden könnten, eo ipso fort. Im weiteren Verlaufe der Arbeit werden wir außerdem noch den Beweis finden, dass auch in den anderen hier angeführten Fällen von einem derartigen Reize nicht die Rede sein kann, dass also die vermehrte Feuchtigkeit allein die Haarbildung hervorgerufen hat.

Man kann sich von dem hier Angedeuteten nicht nur an den Luftwurzeln der Aroideen, sondern auch an den aus den Stengelknoten der Maispflanzen über der Erde entspringenden Wurzeln überzeugen. An Cereuswurzeln finden wir dasselbe.

Wenn es nun nicht gelingen will, z. B. Maiswurzeln, die in Erde gewachsen sind, durch Mangel an Feuchtigkeit wieder in Luftwurzeln ohne Haare überzuführen, so geschieht dies wohl hauptsächlich aus dem Grunde, weil hier die Anpassung an das feuchtere Medium schon zu weit gegangen ist, als dass sie einen plötzlichen Wechsel vertragen könnten. Es gelang mir dies jedoch mit Leichtigkeit an den Luftwurzeln von Philodendron dipinnatifidum. Dieselben wuchsen zuerst in Luft, wurden dann in Erde geleitet und bildeten hier Wurzelhaare. Als sie nun wieder aus der Erde heraus wuchsen und in die weniger feuchte Luft kamen, hörte auch die Wurzelhaarproduktion auf und die Wurzel nahm ihre frühere Beschaffenheit wieder an.

Durch die angeführten Thatsachen glaube ich die Abhängigkeit der Haarbildung von der Feuchtigkeit hinlänglich charakterisirt zu haben. Ich will daher nur noch kurz die Resultate meiner Untersuchung resumiren.

1) *Es gibt ein Minimum von Feuchtigkeit, bei welchem die Haarbildung beginnt, ein Optimum, wo sie ihren Höhepunkt erreicht, und ein Maximum, wo die Haarbildung gänzlich oder theilweise unterdrückt wird.*

2) *Die Unterdrückung der Wurzelhaarbildung bei großer Feuchtigkeit, also bei Erleichterung der Wasserzufuhr auf der einen Seite, die Beförderung der Wurzelhaarbildung bei erschwerter Wasseraufnahme auf der anderen Seite ist als eine Anpassungserscheinung an die verschiedenen äußeren Bedingungen aufzufassen. Letzteres ist mehr eine teleologische Erklärung der Thatsache, als eine Ergründung der Ursachen, weshalb wir an dieser Stelle nicht näher darauf einzugehen brauchen.*

3) *Bei dem Maximum der Wachsthumsgeschwindigkeit und unter den günstigsten Bedingungen bildet die Wurzel die zahlreichsten Haare. Eine Verlangsamung des Wachsthums durch zu große Feuchtigkeit läuft parallel mit der Reduktion der Haare, eine Verlangsamung des Wachsthums durch zu geringe Feuchtigkeit bedingt dagegen eine lokale Vermehrung der Haare, wenn auch die Gesammtmenge der Haare abnimmt.*

Wir ersehen aus der letzten Thatsache, dass von einer Correlation zwischen Wachsthumsgeschwindigkeit und Wurzelhaarbildung, als einem in erster Linie maßgebenden Faktor, in dem Sinne, dass durch Verlangsamung des Wachsthums die Produktion von Haaren hervorgerufen werde, nicht die Rede sein kann.

Wir sind im Stande, dies noch durch andere Thatsachen zu beweisen. Erstens kann man an Luftwurzeln von Aroideen durch lokale Berührung mit einem feuchten Körper eine lokale Haarbildung erzielen, ohne dass dabei eine Veränderung der Wachsthumsgeschwindigkeit der Wurzel stattfindet. Zweitens kann man eine im Wasser wachsende Wurzel durch sehr günstige Temperaturen dahin bringen, schneller zu wachsen, als eine in feuchter Erde befindliche Wurzel. Trotzdem wird letztere dicht mit Haaren besetzt sein, während die Haarbildung der ersteren vollständig unterdrückt ist.

Demnach müssen andere Ursachen als allein die Geschwindigkeit des Wachsthums sowohl für die Unterdrückung, als die Förderung der Haarproduktion maßgebend sein.

Das Wasser wirkt durch direkte Berührung auf die einzelnen Oberflächenzellen der Wurzel. Ebenso wirkt feuchte Luft durch direkten Contact, jedoch immer erst nach einiger Zeit der Einwirkung.

Am deutlichsten sehen wir den Unterschied, wenn wir eine im Wasser erzogene haarlose Mais- oder Erbsenwurzel nur mit der Spitze auf eine

Länge von 5—6 mm in Wasser tauchen, während der übrige Theil der Wurzel im feuchten Raum wächst. Unmittelbar über dem Wasser bilden sich zahlreiche Haare, während der in Wasser ragende Theil der Wurzel absolut haarlos bleibt.

Lässt man eine Wurzel zwischen zwei sehr feuchten Torfplatten wachsen, so wird die Haarbildung nur an jenen Stellen begünstigt, wo die Wurzel nicht mit dem feuchten Gegenstand, sondern mit der Luft in Berührung stand.

Da die Berührung mit Luft längere Zeit dauern muss, bevor ein Effekt erzielt wird, so kann man den fördernden Einfluss der Luftwirkung immer wieder durch den zeitweiligen Einfluss des Wassers aufheben.

So ließ ich Maiswurzeln abwechselnd in Wasser und in feuchter Luft wachsen, es fand jedoch erst nach längerem Aufenthalt (18 Stunden) der Wurzeln in Luft Haarbildung statt. Die Zahlen verstehen sich in Stunden:

feuchte Luft	—	$3^1/_3$	—	$2^1/_2$	—	2	—	2	—	3	—	$4^1/_2$	—	4	—	18
Wasser	$2^1/_4$	—	13	—	$2^1/_2$	—	16	—	$3^1/_2$	—	15	—	$53^3/_4$	—	4	—

Da die schwächste Haarbildung im Wasser, die stärkste in feuchter Luft stattfindet, konnte man daran denken, dass der Mangel an Sauerstoff allein die Ursache wäre, warum in Wasser die Menge der Haare so reducirt wurde. Dies ist jedoch nicht der wahre Grund, denn sonst müsste mit dem Einleiten von Sauerstoff in Wasser die Haarbildung beginnen. Ich will trotzdem nicht leugnen, dass es von einigem Einfluss ist, ob der Sauerstoff in gelöster Form oder anders der Pflanze dargeboten wird. Entscheidend ist dagegen der Einfluss des Sauerstoffs keineswegs. Ja bei längerem Zuleiten von Sauerstoff zu den in Wasser befindlichen Wurzeln wirkte derselbe sogar schädlich und rief eine Ablösung der äußersten Rindenschicht hervor.

Die beste Analogie des hemmenden Einflusses des Wassers ist uns durch die Einwirkung von concentrirten Salz- und Nährstofflösungen oder von gewissen Giften gegeben.

Wir wissen aus dem Vorhergehenden, dass z. B. die Wurzeln von Avena sativa oder Triticum vulgare im Wasser noch Haare bilden. Lassen wir diese Wurzeln nun in relativ concentrirten Salzlösungen wachsen, so hört die Haarbildung auf, bevor es zu einer Sistirung des Längenwachsthums der Wurzel kommt, das jedoch gleichfalls gehemmt wird.

Avena nuda.

15‰	Chlorcalciumlösung	keine Haare.
5‰	-	vereinzelte Haare.
0.5‰	-	sehr zahlreiche Haare.

Triticum vulgare.

15‰ Kalisalpeterlösung:
Die Wurzeln sind 6—10 mm lang geworden, tragen keine Haare.
2‰ Kalisalpeterlösung:
Die Wurzeln sind 40—60 mm lang geworden, tragen zahlreiche Haare.

Avena nuda.

Ebenso wie Chlorcalcium und Salpeterlösung wirken Nährstofflösungen.
10‰ Nährstofflösung:
Die Wurzeln sind 8—15 mm lang, tragen keine Haare.
1‰ Nährstofflösung:
Die Wurzeln sind bis zu 40 mm lang, tragen zahlreiche Haare.

In gleicher Weise wie diese concentrirten Lösungen wirkt das Einleiten von Kohlensäure oder noch besser eine Lösung von saurem kohlensauren Kalk. Hierbei wirkt der Kohlensäuregehalt direkt schädlich auf die Oberflächenzellen der Wurzel. Die Concentration der Lösung fällt nicht ins Gewicht.

Avena nuda.

	Maximal-Länge der Wurzeln	Mittlere Länge	Behaarung
1) Gesättigte Lösung von saurem kohlensauren Kalk	14 mm	10—11 mm	0
2) Die Lösung von 1) ist zur Hälfte mit destillirtem Wasser verdünnt	25 mm	15—20 mm	einzelne Höcker
3) 1/4 der Lösung von 1), 3/4 destillirtes Wasser	85 mm	50—60 mm	normal, Haare bis 2 mm lang

Derselbe Versuch wurde an Triticum vulgare mit demselben Resultat wiederholt.

Der Gehalt des gewöhnlichen Brunnenwassers an saurem kohlensauren Kalk und Kohlensäure mag der Grund sein, dass mehrere Pflanzen in destillirtem oder in Regenwasser mehr Wurzelhaare bilden, als in dem Brunnenwasser.

Es fragt sich nun, ob unter besonderen Bedingungen der schädliche Einfluss des Wassers aufgehoben werden kann. Äußere Faktoren sind hier nicht wirksam, wohl aber sind innere Ursachen, wie Nutation der Wurzel, im Stande, Haarbildung — selbst im Wasser — hervorzurufen. Dass letzteres durch die Steigerung der Wachsthumsenergie vermittelst optimaler Temperaturen nicht gelingt, haben wir schon oben kurz erwähnt. Es seien an dieser Stelle die beweisenden Versuchszahlen beigegeben.

Zea mais.

Die Wurzeln wachsen in Wasser.

a) Zuwachs der Wurzeln bei 10—11° C.
13, $8^1/_2$, $12^1/_2$, 10, 10 mm. Im Mittel **10.8** mm.

b) Zuwachs der Wurzeln bei 27—28° C.
123, 128, 120, 110, 113, 118 mm. Im Mittel **118.6** mm.

Sämmtliche Wurzeln unbehaart.

Helianthus annuus.

Die Wurzeln wachsen in Wasser.

a) Zuwachs an den Hauptwurzeln bei 10—11° C.
12, 11, 17, 9, 13, 9 mm. Im Mittel **11.8** mm.

b) Zuwachs an den Hauptwurzeln bei 27—28° C.
22, 25, 50, 16, 62, 32, 24 mm. Im Mittel **37** mm.

Alle Wurzeln blieben unbehaart.

Dasselbe geschah, wenn man durch äußere Eingriffe, wie Ätzen oder Abschneiden der Wurzelspitze, die Hemmung, welche durch den Wassercontact hervorgerufen wurde, zu verstärken suchte.

WIESNER[1]) hat es bereits im Genaueren bewiesen, wie durch das Abschneiden oder Anätzen der Wurzelspitze die Wachsthumsenergie herabgemindert wird. Ich kann mich daher auf die Angabe nur einiger Versuche beschränken. Die Pflanzen wuchsen sämmtlich in Wasser und zeigten weder vor noch nach dem Versuche Haare.

Zea mais.

Die Wurzelspitze ist in einer Länge von 2 mm abgeschnitten.
Zuwachs der unbeschädigten Wurzeln 70, 45 mm.
Zuwachs der geköpften Wurzeln 1, $11^1/_2$, 4, $2^1/_2$, 4 mm.

Cicer arietinum.

Die Wurzelspitze wurde auf eine Länge von 10 mm abgeschnitten. Es gab diese starke Verletzung zwar den Anstoß zur Produktion von Nebenwurzeln, nicht aber von Wurzelhaaren.

Zea mais.

Ätzung der Wurzelspitze vermittelst salpetersauren Silbers.
Zuwachs der unverletzten Wurzeln 75, 55 mm.
Zuwachs der geätzten Wurzel 13, 14, 13 mm.
Bei den letzteren fand über der geätzten Stelle eine Anschwellung

1) Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. 1881. p. 101 ff.

statt, der Durchmesser der einen Wurzel stieg z. B. von 1·18 mm auf 1·75 mm, und trotzdem wurde durch die Einwirkung des Wassers die Haarbildung verhindert.

Ferner versuchte ich es, das Wachsthum der Wurzeln durch bedeutende Widerstände zu hemmen, aber auch dann fehlten fast immer die Haare. Ich ließ Wurzeln von Mais oder von der Erbse auf ein enges Drahtgitter stoßen. Die Wurzeln bogen ab oder drängten sich durch das Gitter hindurch, Haare entstanden jedoch keine. Ferner ließ ich die Wurzeln der genannten Pflanzen in enge Glasröhren wachsen, die Hauptwurzel ging zumeist zu Grunde. Die Nebenwurzeln, welche abwärts zu wachsen bestrebt sind, drängen und biegen sich, ohne für gewöhnlich Haare zu bilden. Nur manchmal geschieht dies, was mir dann mehr durch eine Ansammlung von Nährstoffen und durch innere Ursachen bedingt erscheint.

Anders als diese äußeren Hemmungen wirkt eine Hemmung des Wachsthums durch Nutation.

Bei den im Boden wachsenden Pflanzen äußert sich die Wirkung der Nutation durch eine Häufung von Haaren, die manchmal auch eine Verdickung des Wurzeldurchmessers im Gefolge hat.

Ähnlich verhält es sich bei den Wurzeln, welche in Wasser noch Haare bilden. Es wird hier eine größere Anzahl von Haaren producirt, und die Haare werden bedeutend länger als sonst. So erreichten z. B. die Haare einer Wurzel von Avena sativa, welche sich mehrmals eingerollt hatte, eine Länge von 4·7 mm, während die Haare an normalen Wurzeln höchstens 2 mm lang werden. Wurzelhaarbildung fand an nutirenden Wurzeln auch noch in Lösungen statt von 10—15‰, wo nicht nutirende Wurzeln keine Haare mehr bildeten.

Bei den Pflanzen, welche für gewöhnlich in Wasser unbehaart sind, kann durch eine energischere Nutation, welche sich in einem Abbiegen der Wurzel kund gibt, Wurzelhaarbildung hervorgerufen werden. Dieselbe findet lokal an der Biegungsstelle statt. Wächst die Wurzel gerade weiter, so hört auch die Behaarung auf.

Ich überzeugte mich von dieser Thatsache an Wurzeln von Zea mais, Cicer arietinum, Pisum sativum, wo immer bei einer stärkeren Nutation Wurzelhaarbildung eintrat.

Manchmal ist die Nutation weniger deutlich ausgesprochen, indem sich nur eine geringe Biegung bemerkbar macht; dafür sieht man jedoch an der Verdickung der Wurzel, dass eine Hemmung des Wachsthums stattgefunden hat. Die verdickte Stelle ist dann meistens mit Wurzelhaaren bedeckt. Ich konstatirte dies bei einer Wasserkultur von Zea mais in einer Nährstofflösung von $^1/_2$ pro mille. Die Erscheinung war besonders an den Nebenwurzeln deutlich zu sehen. Da alle Übergänge vom vollständigen Abbiegen der Wurzel bis zum Geradebleiben derselben vorhanden waren,

glaube ich, dass diese Verdickungen auf dieselben Ursachen zurückzuführen sind wie die Nutation.

Zea mais. Durchmesser der Wurzeln.

Vor der behaarten Stelle	Behaarte Stelle	Nach der behaarten Stelle
0.55	0.6—0.65	0.54
0.72	0.78—0.82	0.58
0.49	0.58	0.46
0.39	0.53	0.36

Künstliche Beugung hat nicht dasselbe Resultat wie Nutation. Wir sehen dies, wenn wir Wurzeln, die in Wasser wachsen, auf den Boden des Gefäßes stoßen lassen, wobei niemals Behaarung eintritt.

Zur besseren Übersicht fasse ich kurz die im letzten Abschnitt meiner Arbeit gewonnenen Resultate zusammen:

1) *Das Wasser und die feuchte Luft wirken direkt auf die Oberflächenzellen der Wurzeln.*
2) *Der Mangel an Sauerstoff ist nicht die Ursache des Ausbleibens der Wurzelhaare in Wasser.*
3) *Der schädliche Einfluss des Wassers kann weder durch weitgehende Hemmung, noch durch bedeutende Beschleunigung der Wachsthumsgeschwindigkeit aufgehoben werden. Ebensowenig geschieht dies durch Hemmungen, welche von äußeren Faktoren herrühren. Besonders wichtig ist, dass der Widerstand des Bodens oder eines anderen Gegenstandes, welcher der Wurzel entgegentritt, niemals zur Wurzelhaarbildung Veranlassung gibt.*
4) *Nutation der Wurzel befördert die Produktion von Haaren.*

Nach diesen Ergebnissen wäre es noch möglich gewesen, dass die Berührung mit Bodentheilchen wie ein Reiz wirken könnte, und dass in gewissen Fällen ein derartiger Reiz zur Wurzelhaarbildung führen würde.

Für die Wurzeln von Landpflanzen war dies von vornherein nicht anzunehmen, da die Haarbildung ja unterbleibt, sobald die Feuchtigkeit eine gewisse Grenze überschreitet, ob nun dieser Contact mit dem Boden besteht, oder ob die Wurzel in Wasser wächst. Ferner tritt in feuchter Luft sehr dichte Behaarung ein, wo jeder Contact mit festen Körpern fehlt, die als Reiz wirken könnten.

Anders lag die Sache bei den Wurzeln von Elodea canadensis und Nuphar luteum einerseits, bei den Luftwurzeln von Aroideen und Orchideen andererseits.

Die Wurzeln von Elodea und Nuphar bilden nämlich im Wasser niemals Haare, und erst wenn sie in Erde oder Schlamm wachsen, beginnt die Haarproduktion.

Ließ ich Elodeawurzeln zwischen Glasperlen oder Glasscherben wachsen, so war in dem einen Fall ein Contact mit einem festen runden Körper, im anderen Fall mit einem scharfkantigen Körper gegeben, die jedoch beide keine Haarproduktion hervorriefen. Die scharfen Kanten des Glases bewirkten sogar eine lokale Bräunung der Oberfläche, aber nichts weiter. Es war möglich, dass der Widerstand des Bodens eine Hemmung hervorgerufen hätte, die zur Wurzelhaarbildung führte; aber auch dies fand nicht statt. Ich überzeugte mich hievon dadurch, dass ich Elodeawurzeln in fest gestampften Sägespänen wachsen ließ, die einen ziemlich bedeutenden Widerstand boten; aber auch hier unterblieb die Behaarung.

Ein chemischer Reiz, den die im Boden vorhandenen Nährsalze vielleicht ausüben konnten, ist auch ausgeschlossen, indem die Wurzelhaare auch in Sandboden erscheinen, der lange Zeit mit Salzsäure und Wasser ausgelaugt war. Nach Ausschluss all dieser Möglichkeiten muss ich gestehen, dass ich die besprochene Thatsache nicht zu erklären vermag.

Was nun die Luftwurzeln anbelangt, so habe ich speciell mit Philodendron dipinnatifidum Versuche darüber angestellt, ob ein Contactreiz Wurzelhaarbildung hervorrufe oder nicht. [1]) Ich glaubte dies verneinen zu können, da die Wurzeln sowohl in feuchter Luft, als in Wasser Haare bilden. Ich ließ dieselben nun in trockenem Sand wachsen, und fand zu meinem Erstaunen die Wurzeln ziemlich dicht mit Haaren besetzt.

Es stellte sich jedoch heraus, dass der Sand nicht ganz trocken war, wenigstens um die Wurzeln herum. Durch ausdünstendes Wasser hatten die Wurzeln eine feuchte Atmosphäre um sich geschaffen, die dann wieder eine Haarproduktion zur Folge hatte.

Ich modificirte den Versuch nun in folgender Weise. Ich umgab die jüngeren Theile der Wurzel mit einer nicht eng anschließenden Papierhülse. Zwischen Papier und Wurzel befand sich geglühter trockener Sand. Die ganze so umhüllte Wurzel wurde in ein Gefäß geleitet, an dessen Boden sich Chlorcalcium befand, um alle ausdünstende Feuchtigkeit aufzusaugen und somit die Sandschicht trocken zu erhalten. Auf diese Art gelang es jede Haarbildung hintanzuhalten, während die Wurzel nach Beseitigung des Chlorcalciums sich mit Haaren bedeckte.

Es ist bloß ein sehr geringer Grad von Feuchtigkeit zur Produktion von Haaren nothwendig, weshalb die gegebenen Erscheinungen leicht zu Täuschungen Veranlassung geben. Ein Contactreiz durch feste trockene Körper wird nicht ausgeübt.

Als letzter Faktor, welcher das Wurzelwachsthum beeinflusst, ist die Menge der vorhandenen Nährstoffe zu erwähnen. Die Wurzel kann sich anders verhalten, ob ihr bloß das zu langsamem Wachsthum ge-

1) Vgl. die Angaben von H. Mohl, Ranken und Schlingpflanzen. 1827. p. 49 und Chatin, Bot. Zeitg. 1858. p. 133. Außerdem Pfeffer, Pflanzenphysiologie. II. 1881. p. 152.

rade ausreichende Baumaterial zu Gebote steht, oder ob sie über einen Überschuss von Nährstoffen zu verfügen hat.

Diese Voraussetzung wurde durch die Thatsachen bestätigt. Bei einem Überschuss von Nährstoffen sind viele Pflanzen im Stande, den der Wurzelhaarbildung schädlichen Einfluss des Wassers zu überwinden. Ein Beispiel dafür bieten uns die Keimlinge jener Pflanzen, deren Wurzeln im Wasser noch Haare produciren. Die hier vorhandenen Reservenährstoffe bieten einen Nahrungsvorrath, welcher der Pflanze die Produktion von Haaren ermöglicht. Nimmt nun die Menge dieser Reservestoffe ab, ohne dass die Pflanze selbst den nöthigen Nahrungsüberschuss beschaffen kann, hört zuerst die Produktion der Haare auf, während das Längenwachsthum der Wurzeln noch fortdauert. Der Übergang ist kein plötzlicher, sondern das Abnehmen erfolgt allmählich. Natürlich kommt es dabei wesentlich auf die Größe des Samens an, bei welchem Stadium des Wachsthums die Haarbildung aufhört.

Avena sativa bildete im Dunkeln auf Wasser 4—5 Wurzeln, die 11—14 cm lang werden, bevor sie zu wachsen aufhören, doch die letzten 2—3 cm tragen nur sehr wenige Haare.

Ebenso verhielt es sich mit Wurzeln von Triticum vulgare, die höchstens 15 cm lang wurden, und an denen ebenfalls die Haarmenge 3—4 cm vor der Wurzelspitze aufhörte.

Wählen wir kleinere Samen, wie von Brassica napus, Aster chinensis, Beta orientalis, Vesicaria sinuata, erhalten wir dasselbe Resultat, nur dass hier die Wurzelhaare höchstens auf eine Strecke von 2 cm hin gebildet werden, während der übrige 2—3 cm lange Wurzeltheil unbehaart bleibt. Die Wurzelhaare sind überall an der Basis der Wurzel am längsten und nehmen später an Zahl und Größe ab.

Ist der Überschuss an Nährmaterial kein bedeutender, so kann durch die Steigerung der Wachsthumsgeschwindigkeit der Verbrauch an Baumaterial ebenfalls so gesteigert werden, dass die Haarbildung in Folge dessen aufhört.

Versuch mit **Setaria italica.**

Ich ließ Samen auf Wasser schwimmend 2 Tage keimen, bis ihre Wurzeln eben aus der Samenschale hervortraten. Am 15. Februar wurden die einen in einen Kasten gestellt, dessen Temperatur konstant auf 25—26° C. gehalten wurde, die anderen in einen Kasten von 14—15° C.

Am 17. Februar waren die Wurzeln bei 25—26° C. im Durchschnitt 18.8 mm lang (Mittel aus 21 Messungen) geworden, während die anderen nur eine Länge von 4.9 mm (Mittel aus 25 Messungen) erreicht hatten, die letzteren Pflanzen trugen kurze Haare, diejenigen im Wärmekasten waren haarlos. Am 20. Februar ergab sich bei der Messung der Wurzeln, dass dieselben im Wärmekasten nur noch wenig gewachsen waren, sie erreich-

ten im Mittel 22.1 mm, während sich die anderen Wurzeln im Durchschnitt auf 12.6 mm verlängert hatten. Bei der niedrigeren Temperatur und dem langsameren Wachsen waren hier noch nicht so viele Nährstoffe verbraucht und das Wachsthum konnte länger andauern. Doch hörten schließlich auch diese Wurzeln auf Haare zu bilden.

Ein Versuch mit Panicum miliaceum, unter den gleichen Bedingungen angestellt, bestätigte das zuerst gewonnene Resultat.

Ich habe absichtlich hervorgehoben, dass ohne Nährstoffmangel der schädliche Einfluss der Wasserwirkung aufgehoben wird, denn jene Wurzeln, die wegen Nährstoffmangel aufgehört hatten Haare zu bilden, können sich in feuchter Luft an ihren jüngeren Theilen noch mit Haaren bedecken, wenn dieselben auch nicht in sehr großer Anzahl erscheinen. Die Berührung mit Luft bietet eben dem Auswachsen der Oberhautzellen der Wurzeln kein Hinderniss, wie dies durch die Berührung mit Wasser geschieht.

Befindet sich also die Wurzel unter den für die Haarbildung günstigen Bedingungen, so erlischt bei Mangel an Nährstoffen das Längenwachsthum der Wurzel zu gleicher Zeit mit der Produktion von Haaren. Im anderen Falle hört die Bildung von Haaren früher auf als das Längenwachsthum.

Von äußeren Einflüssen ließ ich bisher unberücksichtigt die Einwirkung von Licht und Schwerkraft. Hiebei kann ich mich kurz fassen. Sie sind beide wirkungslos auf die Behaarung der Wurzeln von Landpflanzen.

Beim Licht konnte man eher noch einen Einfluss erwarten, nach der Analogie mit den Farnprothallien, wo nach Leitgeb die Anlage der Rhizoiden immer auf der Schattenseite erfolgt.

Ich stellte Versuche an mit Wurzeln, die in Wasser Haare bilden, und mit Wurzeln, die keine bilden. In beiden Fällen erlitten die Behaarungsverhältnisse keine merkliche Änderung.

Persecke behauptet, dass die Oberhautzellen einer normal nach abwärts gerichteten Wurzel immer an der Seite zu Haaren auswachsen, welche der Wurzelspitze zugekehrt ist. Ich konnte dies nicht bestätigen. Das Auswachsen zu Haaren kann an allen Stellen erfolgen. Eine Schwerkraftswirkung liegt daher nicht vor. Ebensowenig zeigt weder die Oberseite noch die Unterseite einer horizontal gelegten Wurzel eine Vermehrung oder Verminderung der Wurzelhaarbildung, die durch die Schwerkraft hervorgerufen sein könnte.

Da die im Freien gewachsenen Pflanzen selten gleichmäßig mit Wurzelhaaren bedeckt sind, sondern für gewöhnlich dichter behaarte Strecken mit haarlosen oder doch weniger behaarten Stellen abwechseln, konnte man an eine periodische Bildung der Wurzelhaare denken, die als eine ererbte Eigenschaft der Wurzel inhärent sei. Eine solche Periodi-

cität ist nicht vorhanden, denn eine Pflanze, die in gleichmäßig feucht gehaltener, nicht zu stark begossener Erde wächst, zeigt eine vollständig gleichmäßige Vertheilung der Haare über die ganze Länge der Wurzel, sobald man nur durch günstige Kulturbedingungen für eine reichliche Nahrungszufuhr sorgt. Eine Ausnahme machen die nur bei der Keimungsperiode auftretenden Haarbüschel.

Noch besser überzeugt man sich von der Continuität der Wurzelhaarbildung an jenen Pflanzen, welche im Wasser noch Haare bilden. Kulturen von Avena sativa und Bromus secalinus sind zu jenen Versuchen sehr geeignet.

Da also die Möglichkeit einer Periodicität ausgeschlossen ist, bleibt nur noch die Annahme übrig, dass die Oberhautzellen der Wurzel nach verhältnissmäßig kurzer Zeit die Fähigkeit verlieren, überhaupt zu Haaren auszuwachsen. Diese Annahme wurde durch meine Versuche bestätigt.

Junge Keimpflanzen von Zea mais, deren Wurzeln in Wasser keine Haare gebildet hatten, wurden in der Länge von 1 cm mittelst Tuschmarken in Zonen von je 1 mm Länge getheilt. Bevor sie nun in den feuchten Raum kamen, legte ich sie ungefähr 10—15 Minuten lang in Wasser, damit ein während des Markirens etwa eingetretener Wasserverlust ersetzt würde. Nach 24 Stunden wurden die Wurzeln wieder beobachtet, wobei sich herausstellte, dass die basalen Theile der Wurzel haarlos geblieben waren, und die Haare in den einzelnen Pflanzen nur bis zur 8. oder 9. Millimeterzone hinaufreichten. Oft ging die Behaarung nicht einmal so weit.

Dasselbe Resultat erhielt ich an Wurzeln von Pisum sativum. Ich modificirte den Versuch, indem ich die Spitzen der Wurzeln auf eine Länge von 3 mm in Wasser tauchen ließ, um einem etwaigen Mangel an Feuchtigkeit vorzubeugen. Trotzdem ging die Wurzelhaarbildung nur bis zur 10. oder 11. Millimeterzone.

Taucht man die Wurzelspitze weiter ein, etwa 13—15 mm, während sich der übrige Theil der Wurzel im feuchten Raume befindet, bilden sich über der Wasserfläche keine Haare mehr. Zu derartigen Versuchen dienten mir ebenfalls die Wurzeln von Erbsen- und Maiskeimlingen. Die Entfernung, bis zu welcher die Oberflächenzellen der Wurzeln noch zum Auswachsen fähig bleiben, ist nicht konstant, indem bei sehr schnell wachsenden Wurzeln, z. B. in feuchten Sägespänen, die ersten Haare erst weiter hinter der Wurzelspitze anfangen, somit die Wurzelhaarbildung länger andauert. Dabei ist natürlich die Constanz der günstigen Wachsthumsbedingungen vorausgesetzt.

Ist die Wurzelhaarbildung bis zu einer gewissen Zone vorgeschritten, und sind unter den herrschenden Bedingungen vielleicht nur wenig Haare gebildet, so sind die andern Oberflächenzellen jener Zone nicht mehr fähig auszuwachsen, selbst wenn die Wurzel unter günstigeren Bedingungen

weiter wachsen würde. Mit anderen Worten, die Anlegung der Wurzelhaare erfolgt in akropetaler Reihenfolge, und zwischen schon gebildeten Haaren werden niemals neue Haare interkalar eingeschoben.

Ich entschied dies durch einen Versuch mit Tradescantia erecta. Diese Pflanze bildet in Wasser Wurzelhaare, umsomehr also auch in feuchter Luft. Verwendet man nun statt Wasser eine $^1/_2$procentige Nährstofflösung, nehmen, wie wir später sehen werden, die Wurzelhaare ganz eigenthümliche kurze dicke Formen an. Nach dem Übertragen derartiger Wurzeln in einen möglichst dampfgesättigten Raum, erkennt man die neu gebildeten Haare sogleich an der schlanken, schmalen Form, während die älteren Haare unverändert geblieben sind. Zwischen den früher angelegten Haaren oder unterhalb derselben befinden sich keine Haare, welche jenen im feuchten Raume gewachsenen ähnlich wären.

Durch die in diesem Abschnitt gegebenen Thatsachen glaube ich hinlänglich gezeigt zu haben, welche Faktoren bei der Unterdrückung und Bildung der Wurzelhaare maßgebend sind, und auf welche Weise die unbehaarten Wurzeltheile zu Stande kommen.

Das Vorkommen der Wurzelhaare.

Allgemeines. — Bedingungen, unter denen einer Pflanze die Fähigkeit, Haare zu bilden, verloren gegangen sein kann. — Sumpf- und Wasserpflanzen. — Theilweise und gänzliche Reduktion der Haare. — Unterdrückung der Haarbildung bei Verminderung des Bedarfs an Wasser etc. — Coniferen und Cupressineen. — Crassulaceen etc., Knollengewächse. — Schmarotzerpflanzen. — Häufung von Wurzelhaaren zu bestimmten Zwecken. — Bildung von Wurzelhaaren an Stengel- und Blattorganen. — Tabelle der untersuchten Familien.

Nach meinen Untersuchungen, welche eine ziemlich bedeutende Anzahl der verschiedensten Pflanzen umfassen, sind die Wurzelhaare bei den allermeisten Gewächsen vorhanden. Wenn daher einer Pflanze die Fähigkeit fehlt, Wurzelhaare zu produciren, ist dies eine Ausnahme von der Regel. Wir treffen diese Ausnahme nicht etwa nur bei gewissen Familien, sondern vielmehr bei Gruppen von Pflanzen, die weniger durch Verwandtschaft, als durch gemeinsame Lebensweise und Bedürfnisse mit einander verbunden sind.

Fassen wir zunächst diese Ausnahmen ins Auge. Schon im vorigen Abschnitt haben wir gesehen, wie die einzelne, Wurzelhaare producirende Pflanze sich verschiedenen äußeren Bedingungen anpassen kann, indem

sie bei Erleichterung von Wasserzufuhr sowohl die Ausdehnung ihres Wurzelsystems vermindert, als eine Reduktion der Haare eintreten lässt. Nehmen wir nun solche Pflanzen, welche sich konstant unter den eben besprochenen Bedingungen befinden, so ist es denkbar, dass nach und nach die betreffende Pflanzenspecies immer weniger Haare producirt, bis sie schließlich sogar die Fähigkeit, Wurzelhaare hervorzubringen, ganz verlieren kann, da dies für sie überflüssige Organe sind.

Zwei verschiedene Bedingungen sind denkbar, unter denen die Wurzelhaarbildung überflüssig wird:

Erstens: Die Aufnahme von Wasser und Nährstoffen wird sehr erleichtert bei mehr weniger großem Verbrauch. Dies findet statt bei Wasser- und Sumpfpflanzen.

Zweitens: Der Verbrauch und Bedarf an Wasser und Nährstoffen ist ein geringerer, ohne dass eine besondere Erschwerung der Aufnahme damit in Zusammenhang steht. Dies trifft zu bei Nadelhölzern, Knollengewächsen und zum Theil auch bei Schmarotzern.

Um die erste der eben gegebenen Möglichkeiten richtig zu beurtheilen, müssen wir uns vergegenwärtigen, dass der Hauptzweck der Wurzelhaare in einer Vergrößerung der aufsaugenden Fläche besteht. Unter sonst gleichen Bedingungen wird im Allgemeinen die Menge der aufgenommenen flüssigen Nahrung proportional mit der Oberfläche steigen. Hiezu kommt nun als zweiter Faktor: die Menge des aufgenommenen Wassers wird bei gleicher Oberfläche um so größer sein, je leichter die Aufnahme geschehen kann, d. h. je mehr Wasser u. s. w. der Pflanze dargeboten wird.

Letzteres trifft nun bei Sumpf- und Wasserpflanzen zu, weshalb wir es begreiflich finden, dass dieselben ihre Wurzelfläche verringern können, ohne dadurch Schaden zu leiden. Die Zahl solcher Pflanzen, welche nur wenig oder gar keine Wurzelhaare produciren, ist verhältnissmäßig groß. Dazu kommt noch, dass bei den unter Wasser befindlichen Pflanzentheilen die Aufnahme von Stoffen auch noch durch Blatt- oder Stengelorgane vermittelt werden kann, während zugleich der Transpirationsverlust hinwegfällt.

Die Reduktion der Wurzelhaare findet nicht bei allen Wasserpflanzen in demselben Maße statt.

Eigentliche Sumpfpflanzen, die eventuell auch auf einem zeitweise weniger nassen Boden zu leben gezwungen sind, zeigen uns stellenweise noch ziemlich zahlreiche Wurzelhaare; so z. B. Scirpus silvaticus, Carex paludosa.

Bei anderen Sumpfpflanzen trifft die Reduktion der Wurzelhaare besonders die Hauptwurzel, während die Nebenwurzeln noch ziemlich stark behaart sind. Als Beispiel führe ich Heleocharis palustris und Trianea bogotensis an. Der Hauptwurzel kommt hier eigentlich mehr die Funktion

zu, der Pflanze den ersten Halt im Boden oder Schlamme zu gewähren, als die Pflanze hervorragend mit Nährstoffen zu versorgen. Etwas Analoges fand ich bei Sagittaria sagittaefolia, wo die stärkeren Wurzeln unbehaart blieben, während die gleichzeitig erscheinenden dünneren Wurzeln Haare besaßen. Bei den bisher genannten Pflanzen waren an vereinzelten Stellen der Wurzel noch zahlreiche Haare vorhanden.

Bei weitergehender Reduktion finden wir an dem ganzen Wurzelsystem der Pflanze nur noch sehr vereinzelte Haare. Bei Nuphar luteum, Vallisneria spiralis, Eriophorum angustifolium u. a. kann man häufig 4—5 Wurzeln untersuchen, bevor man nur überhaupt Haare findet.

Hier anzuschließen ist jene schon im vorigen Abschnitt erwähnte Gruppe von Pflanzen, denen die Wurzelhaare im Wasser vollständig fehlen, während sie zahlreich erscheinen, sobald die Wurzel in Erde dringt. Ein eklatantes Beispiel bietet Elodea canadensis, der sich nach der Angabe Persecke's [1]) Acorus Calamus und Cicuta virosa anreiht. Eine analoge Thatsache gibt Leitgeb [2]) für Riccia natans (Ricciocarpus natans Leitg.) an, wo Rhizoiden sich nur bei der Kultur auf Erde vorfinden, während sie in Wasser vollständig fehlen.

Zum Schluss sind noch jene Pflanzen aufzuzählen, bei denen die Wurzelhaare überhaupt fehlen, und die weder in Wasser noch in Erde oder im feuchten Raume Haare bilden, wovon ich mich durch verschiedene Versuche überzeugt habe.

Hieher gehören:

Butomus umbellatus.
Caltha palustris.
Euryale ferox.
Hippuris vulgaris.
Lemna minor.
— trisulca.
Limnanthemum nymphaeoides.
Menianthes trifoliata.
Myriophyllum spicatum.
Nymphaea alba.
Pistia stratiotes.
Udora occidentalis. [3])
Victoria regia. [3])

Wir kommen nun zu der zweiten Kategorie von Pflanzen, bei denen die Wurzelhaarbildung verringert ist, weil der Verbrauch hauptsächlich an Wasser durch die Beschaffenheit der Pflanze vermindert wird. Wir finden besonders bei Coniferen und Cupressineen die Blätter mit einer Epidermis versehen, deren Außenwände sehr stark verdickt sind. Die Folge davon ist, dass die Blätter dieser Pflanzen weniger leicht welken, die Pflanze also bei ihrer Transpiration geringere Quantitäten von Wasser verbraucht als andere Pflanzen mit leicht welkenden Blättern. Da diese Pflanzen zumeist ein gut ausgebildetes Wurzelsystem besitzen, genügt die Oberfläche der Wurzeln, sowohl um den Transpirationsverlust zu decken,

1) Über die Formveränderung der Wurzel in Erde und Wasser. 1877. p. 38.
2) Untersuchungen über die Lebermoose. Bd. IV.
3) Nach R. Caspari, in: Jahrb. f. wiss. Bot. 1858. Bd. 1. p. 395.

als die nöthigen Nährstoffe aus dem Boden aufzunehmen. Der hieraus resultirende Mangel an Haaren trifft nicht allein Coniferen und Cupressineen, sondern findet sich auch bei Agaven und Palmen wieder.

Unter allen den von mir untersuchten Abies- und Pinusarten besaß nur Abies abovata manchmal ganz kurze Haare (bis zu 0.15 mm lang), die schon vermöge ihrer Kleinheit und ihrer geringen Anzahl für die Wasseraufnahme von keiner hohen Bedeutung sein konnten.

Die Wurzelhaare fehlten dagegen bei:

Abies excelsa.	Biota orientalis.
— canadensis.	Thuya occidentalis.
— Douglasii.	Cryptomeria japonica.
— nigra.	Cupressus Lindleyi.
Pinus Sabiniana.	———
— Jeffreyi.	Agave americana.
— silvestris.	Phoenix dactylifera.
— Pinaster.	

Nicht allen Pflanzen mit solch lederartigen Blättern mangeln die Haare, so hat z. B. Taxus baccata ziemlich zahlreiche Wurzelhaare, ebenso Buxus sempervirens, wenn dieselben hier auch seltener sind. Die Wurzeln von Salisburia adiantifolia sind ähnlich gebaut wie die Coniferenwurzeln, doch entspricht der größeren Blattfläche auch eine dichte Behaarung der Wurzel. Wir sehen schon hieraus, dass nicht allgemein dem geringeren Verbrauch auch eine vollständige Reduktion der Haare entspricht. Es beweisen uns dies insbesondere die Crassulaceen und Cactusgewächse. Ich untersuchte Sedum- und Sempervivumarten, Opuntia und Cereus, aber überall fand ich eine dichte Behaarung. Der Grund davon liegt jedenfalls darin, dass die Aufnahme des Wassers aus dem sehr trockenen Substrat dieser Pflanzen eine stärkere Behaarung der Wurzel verlangt, wenn auch die Pflanze durch Verdunstung weniger verliert.

Eine weitere Gruppe von Pflanzen, die hier zu nennen sind, bilden die zu den Liliaceen gehörenden Knollen- resp. Zwiebelgewächse. Denselben wurden von verschiedenen Autoren Wurzelhaare überhaupt abgesprochen. Sie sind jedoch fast alle befähigt, Haare zu produciren, wenn die Haarbildung zeitweise auch gänzlich unterbleiben kann. Es werden nämlich zumeist erst an den später entstehenden Wurzeln Haare producirt, was mit der Wachsthumsweise dieser Pflanzen zusammenhängt. Dieselben legen gemäß den Untersuchungen RESA's[1]) die Wurzeln für das nächste Jahr schon im Sommer des vorhergehenden Jahres an und bilden dieselben im Herbst weiter aus. Nachdem für den Winter eine Ruheperiode eingetreten ist, verfügen sie doch im Frühjahre, wenn die oberirdischen Theile zu wachsen beginnen, schon über ein ganz ansehnliches Wurzelsystem, das die Aufnahme der flüssigen Nahrung wesentlich erleichtert.

1) FR. RESA, Über die Periode der Wurzelbildung. Diss. Bonn 1877.

Die Wurzeln wachsen also anfangs zu einer Zeit, wo der Verbrauch der oberirdischen Theile an flüssiger Nahrung fast Null ist, und hiemit in Correlation steht das Fehlen der Behaarung. Ist nun im Frühjahre für die Entfaltung und Entwickelung der oberirdischen Theile eine größere Aufnahmsoberfläche nothwendig, treten die Wurzelhaare hinzu.

Sehr leicht sind diese Thatsachen z. B. bei Allium fistulosum zu beobachten, deren dicke Primärwurzeln nur wenig behaart sind, während die später und erst in einiger Tiefe auftretenden Nebenwurzeln zahlreiche Haare tragen. Daher erklären sich auch die widersprechenden Angaben einiger Autoren über das Vorhandensein von Wurzelhaaren an Hyacinthen.

Fehlen die Wurzelhaare auch nicht gänzlich, so bleiben sie doch häufig sehr kurz und in geringer Zahl; so bei verschiedenen Alliumarten, bei Convallaria latifolia und polygonatum, Muscari monstrosum, Ranunculus repens und Anderen.

Ist der oberirdische Theil der Pflanze im Verhältnisse zu dem ausgebildeten Wurzelsysteme gering, kann die Wurzelhaarbildung auch ganz unterbleiben. Auf diese Art hat Crocus sativus vollständig die Fähigkeit, Wurzelhaare zu bilden, verloren. Ebenso genügt bei Tulipa Gesneriana das vorhandene Wurzelsystem zur Entwickelung der Pflanze, ohne dass Wurzelhaare nothwendig wären.

Im Anschluss an diese Pflanzen sind noch einige Schmarotzergewächse zu nennen, denen Wurzelhaare ebenfalls fehlen. Vergleichen wir die auf Humusboden oder fremde Wurzeln angewiesenen Pflanzen, finden wir, dass, so lange die Pflanze noch fähig ist, theilweise selbständig zu assimiliren, und mit ausgebildeten Blättern versehen ist, sie auch noch Wurzelhaare producirt. Wir finden daher die Wurzeln von Euphrasia, Melampyrum, Goodyera, Thesium noch mit Haaren besetzt.

Eine Ausnahme macht der auf Graswurzeln schmarotzende Rhinanthus minor. Das vorhandene Wurzelsystem ist hier im Stande, auch ohne Haare die für die Pflanze nothwendige Nahrung aus dem Boden zu beschaffen, wobei allerdings die den fremden Wurzeln vermittelst der Haustorien entzogenen Stoffe mit in Betracht kommen mögen.

Die Haare fehlen, sobald die Pflanze fast ausschließlich nur von den aus dem Humusboden aufgenommenen Substanzen lebt.

Hieher gehören:

Monotropa hypopitys.
Neottia nidus avis.[1])
Orobanche ramosa.

Ich vermuthe, dass dieses Fehlen der Haare durch das Zusammenwirken verschiedener Faktoren hervorgerufen wird. Die genannten Pflanzen haben keine besonders großen Blattflächen, wachsen sehr langsam, leben

1) Vgl. Drude, Die Biologie von Monotropa hypopitys und Neottia nidus avis. Göttingen 1873. p. 11.

häufig in feuchtem Boden, und schließlich ist vielleicht auch die Art der Nährstoffaufnahme maßgebend. Bei der wenig sicheren Kenntniss der letzteren will ich mich weiterer Hypothesen enthalten, und nur die Thatsachen konstatiren.

Wie in den früheren Fällen, muss man sich auch hier vor Verallgemeinerung hüten, indem z. B. die Rhizome von Corallorhiza innata und Epipogon Gmelini mit Haaren besetzt sind.

Eine besondere Einrichtung finden wir noch bei Lathraea squamaria. Die eigentliche Wurzel ist unbehaart und nur jene Stellen machen hievon eine Ausnahme, welche mit einer fremden Wurzel in Berührung kommen.[1] Bevor nämlich Lathraea ihre Haustorien treibt, wird sie vermittelst eines Haarbüschels an der Wurzel ihres Wirthes befestigt. Diese lokalisirte Bildung von Wurzelhaaren ist hier mehr dazu bestimmt, den Haustorien der Pflanze das Eindringen in eine fremde Wurzel zu erleichtern, als zur selbständigen Stoffaufnahme.

Eine ähnliche Behaarung der Haustorien fand ich bei Thesium pratense, wenn auch nicht so schön ausgebildet. Die genannte Erscheinung ist ein Analogon zu der Bildung jener Haarbüschel an Keimpflanzen, welche das Eindringen der Wurzel in den Boden zu unterstützen haben.

Aus den hier angeführten Thatsachen ersehen wir, dass bei verschiedenen Pflanzen unter Anpassung an die gegebenen Bedingungen eine Reduktion der Behaarung stattfindet. Dieselbe kann ihren Ausdruck finden in der Verringerung der Zahl der Haare, einem nur zeitweisen Auftreten derselben oder schließlich in dem gänzlichen Mangel dieser Organe.

Umgekehrt kann nun auch eine Anhäufung von Wurzelhaaren zu bestimmten Zwecken stattfinden, oder morphologisch verschiedene Organe können vermöge ihrer Anpassung an physiologische Zwecke mit Wurzelhaaren versehen werden.

Vor Allem gilt dies für die jungen Keimlinge mancher Pflanzen. Die hier in größerer Anzahl producirten Haare haben die Bestimmung, den Samen am Substrate zu befestigen und so das Eindringen der ersten Wurzel zu erleichtern. Eine schöne Ausbildung eines solchen besonderen Haarkranzes an der Grenze vom Hypocotyl findet sich nach den Angaben von BRIOSI[2] bei Eucalyptus und mehreren anderen Myrthaceen. Es ist hier die äußerste Rindenschicht des Hypocotyls, welche sich in zahlreiche Haare auflöst; dieser Kranz von Haaren, die am Boden haften, wird von der Wurzel durchwachsen, welche durch diese Haare einen Widerhalt ge-

1) Vergl. H. KRAUSE, Beiträge zur Anatomie der Vegetationsorgane von Lathraea squamaria. Diss. 1879. p. 14.

2) Sopra un organo di alcuni embryoni vegetali. 1882.

gen die Festigkeit der Erde erreicht. Einen ähnlichen Haarapparat fand ich bei den Keimlingen von Scabiosa atropurpurea.

Es war mir nun interessant zu wissen, ob bei Wurzeln, die sonst nur spärlich Haare trugen, vielleicht gerade anfangs die Haarproduktion begünstigt war. Thatsächlich fand ich etwas derartiges bei verschiedenen Alliumspecies. Samen, welche in mäßig feuchte Erde ausgesät wurden, hatten (bei Allium porrum) binnen 8 Tagen bis zu 3 cm lange Wurzeln getrieben, an denen durchgehends die Wurzelhaare fehlten, mit Ausnahme der Uebergangsstelle vom Wurzel- zum Stengeltheil. Es fanden sich hier entweder nur kurze Papillen oder auch wohl ausgebildete Haare, die unter Umständen eine Länge von 0.4 mm erreichten.

Eine besondere Einrichtung zur Anheftung der Samen fand ich ferner bei Panicum miliaceum und Setaria italica. Hier übernimmt die zuerst die Samenschale durchbrechende Coleorhiza die Produktion von Wurzelhaaren, und erst nachdem sich dieselben an Bodentheilchen festgeklebt haben, wird die Coleorhiza von der Wurzel durchbrochen. Am besten kann man diese lokale Produktion von Haaren an Samen beobachten, welche man auf Wasser schwimmend keimen lässt.

Wollte man noch weiter darnach suchen, würde man gewiss noch zahlreiche derartige Anpassungserscheinungen finden. Für gewöhnlich jedoch fehlt ein derartiger Apparat, und eine gewisse Anpassung äußert sich nur darin, dass die Basis der Primärwurzel in Bezug auf die Haarbildung den andern Theilen der Wurzel gegenüber etwas begünstigt ist. Die Wurzelhaare erreichen hier häufig eine größere Länge und bilden sich auch noch zahlreich in sehr feuchter Erde aus, während unter gleichen Umständen die Haare an dem späteren Zuwachs fehlen. Die Ursache davon mag in einem anfänglich zu Gebote stehenden Nahrungsüberschuss liegen. Ich konstatirte diese Erscheinung an Brassica napus, Biscutella auriculata, Vesicaria sinuata, Beta orientalis, Aster chinensis und Anderen.

Wir sahen an dem Beispiele von Panicum und Setaria, dass morphologisch anderswerthige Pflanzentheile die Produktion von Wurzelhaaren übernehmen können. In größerem Umfange geschieht dies dort, wo der Pflanze eine eigentliche Wurzel fehlt und die Nährstoffaufnahme durch eigens dazu angepasste Stengelorgane vermittelt wird.

Nach der Angabe von Nägeli und Leitgeb[1]) fehlen die eigentlichen Wurzeln bei Psilotum triquetrum (einer Lycopodiacee) vollständig, und eigens dazu metamorphosirte Stengelorgane haben die Funktion derselben übernommen. Unter Anpassung an diese Funktion sind diese Stengel befähigt, Wurzelhaare zu produciren.

Etwas ganz Analoges haben wir bei den Rhizomen von Corallo-

1) Entstehung und Wachsthum der Wurzeln in Nägeli's Beiträgen zur wissenschaftlichen Botanik. Heft IV. 1868. p. 147.

rhiza innata und Epipogon Gmelini, deren Stengelnatur von HOFMEISTER [1]) und REINKE [2]) bewiesen wurde.

Bei den Hymenophyllaceen wird das Aufsaugen der flüssigen Nahrung entweder durch Wurzeln oder durch metamorphosirte Stengel ausgeführt, und beide tragen Wurzelhaare. [3]) Die Wurzelhaare der Stengel unterscheiden sich von den echten Wurzelhaaren nur dadurch, dass sie nicht bloß Äste einer Epidermiszelle, sondern durch eine Querwand von dieser getrennt sind. METTENIUS gab den Stengelhaaren den Namen Haarwurzeln im Gegensatz zu den Wurzelhaaren. Da wir mit dem Ausdruck Wurzel einen bestimmten Begriff verbinden, ist wohl die Bezeichnung von METTENIUS fallen zu lassen, wie dies auch schon von PRANTL [4]) geschehen ist.

Die hier angeführten Fälle der Wurzelhaarbildung an Stengeln sind nur Ausnahmen von der Regel, dass Wurzelhaare bei den höheren Pflanzen nur an Wurzeln vorkommen. [5]) Es trifft dies auch dann noch zu, wenn die betreffenden Organe anderweitige Metamorphosen zu Knollen oder Rhizomen erlitten haben. Die Knollen von Dahlia scapigera, von Ranunculus ficaria sind Gebilde der Wurzeln und tragen als solche Wurzelhaare. Die Rhizome und Knollen von Convallaria latifolia, Adoxa moschatellina, Cyclamen neapolitanum, Solanum tuberosum entbehren als Stengelgebilde der Wurzelhaare, obgleich die Wurzeln dieser Pflanzen behaart sind. Ebenso wenig tragen die Ausläufer von Aster leucanthemus und Polygonum bistorta Wurzelhaare.

Die Entstehung von Wurzelhaaren an Blättern finden wir — abgesehen von den Moosen — bei Salvinia natans. [6]) Dies sogenannte Wasserblatt weicht von der Form der übrigen Blätter vollständig ab und ähnelt dem Aussehen nach einer Wurzel. Es trägt wohl ausgebildete Wurzelhaare.

Zum Schluss bleibt uns noch übrig, jene Pflanzen aufzuzählen, bei welchen ich Wurzelhaare konstatirt habe. Wie wir aus dieser Tabelle ersehen, sind in derselben sowohl die verschiedensten Familien vertreten, als auch Gewächse von vollständig ungleichartiger Lebensweise. Es ist hierbei keine Rücksicht genommen, ob die Wurzel viel oder wenig Haare producirt, sondern es kommt nur die Fähigkeit der Wurzelhaarbildung in Betracht. [7])

---

1) HOFMEISTER, Allgemeine Morphologie d. Gewächse. 1868. p. 427.

2) REINKE, Zur Kenntniss des Rhizoms von Corallorhiza und Epipogon. Flora, 1873. p. 164.

3) Citirt nach G. METTENIUS, Über die Hymenophyllaceae. Abhandl. d. sächsischen Gesellschaft d. Wissenschaften. Bd. VII. 1864. p. 408.

4) K. PRANTL, Untersuchungen z. Morphologie d. Gefäßkryptogamen. Heft I. 1875. p. 34.

5) Nachträglich fand ich noch eine weitere Ausnahme, indem aus dem Samen hervorsprossende Stengeltheile von Pisum sativum ebenfalls Wurzelhaare producirten, wenn man sie 3—4 Wochen lang mit feuchten Sägespänen bedeckt hielt.

6) Citirt nach LUERSSEN, Medicinisch-pharmaceutische Botanik 1879. Bd. I. p. 591.

7) Die Anordnung der Familien ist nach dem EICHLER'schen Syllabus geschehen.

Gymnospermae.

Coniferae:

Abies abovata.

Taxaceae:

Salisburia adiantifolia.
Taxus baccata.

Monocotyleae.

Liliaceae:

Allium ampeloprasum.
- cepa.
- fistulosum.
- neapolitanum.
- porrum.
- triquetrum.

Bellevallia comosa.
Convallaria latifolia.
- polygonatum.

Dracaena indivisa.
Gagea lutea.
Hyacinthus amethystinus.
Lilium candidum.
Muscari monstrosa.
- botryoides.

Scilla campanulata.
- peruviana.

Uropetalum serotinum.

Commelinaceae:

Tradescantia erecta.
- virginica.

Araceae:

Philodendron dipinnatifidum.
Scindapsus pinnatus.

Najadaceae:

Potamogeton pusillum.
Zanichellia palustris.

Cyperaceae:

Carex paludosa.
Eriophorum angustifolium.
Heleocharis palustris.
Scirpus silvaticus.

Gramineae.

Avena nuda.
- orientalis.
- sativa.

Bromus secalinus.
Hordeum vulgare.
- vulgare coeleste - trifurcatum.

Panicum miliaceum.
Poa pratensis.
Secale cereale.
Setaria italica.
Sorghum sacharatum.
Triticum amyleum.
- sativum.
- spelta.
- vulgare.

Zea mais.

Orchidaceae:

Goodyera repens.
Gymnadenia conopsea.
Listera ovata.
Ophrys arachnites.
Orchis morio.
- odoratissima.

Alismaceae:

Sagittaria sagittaefolia.

Hydrocharitaceae:

Hydrocharis morsus ranae.
Hydromystria stolonifera.
Stratiotes aloides.
Vallisneria spiralis.

Dicotyleae.

Cupuliferae:
Alnus glutinosa.
Castanea vesca.
Fagus silvatica.
Quercus pedunculata.

Salicaceae:
Populus canadensis.
Salix fragilis.

Urticaceae:
Cannabis sativa.
Morus alba.
Urtica canadensis.

Polygonaceae:
Polygonum bistorta.
- fagopyrum.
Rumex crispus.

Chenopodiaceae:
Beta vulgaris.
Chenopodium botrys.

Amarantaceae:
Amarantus caudatus.

Caryophyllaceae:
Mesembryanthemum tricolor.

Portulacaceae:
Portulaca grandiflora.

Ranunculaceae:
Anemone appenina.
Ranunculus asiaticus.
- ficaria.
- repens.

Nymphaeaceae:
Nuphar luteum.

Papaveraceae:
Chelidonium majus.
Papaver rhoeas.

Fumariaceae:
Fumaria officinalis.

Cruciferae:
Biscutella auriculata.
Brassica napus.
- nigra.
Raphanus raphanistrum.
Sinapis alba.
Vesicaria sinuata.

Malvaceae:
Malva silvestris.

Oxalidaceae:
Oxalis corniculata.
- tropaeoloides.

Linaceae:
Linum usitatissimum.

Balsaminaceae:
Impatiens balsamina.

Sapindaceae:
Aesculus hippocastanum.

Vitaceae:
Vitis aestivalis.

Euphorbiaceae:
Euphorbia lathyris.
- peplis.
Ricinus communis.
- sanguineus.

Callitrichaceae:
Callitriche autumnalis.
- verna.

Buxaceae:
Buxus sempervirens.

Crassulaceae:
Sedum Rhodiola.
- Andersoni.

Crassulaceae:

Sempervivum Funkii.

Saxifragaceae:

Saxifraga sarmentosa.
- elatior.

Cactaceae:

Cereus peruvianus.
Opuntia Rafinesciana.

Onagraceae:

Oenothera taraxifolia.
Trapa natans.

Lythraceae:

Lythrum salicaria.

Myrtaceae:

Eucalyptus globulus.

Papilionaceae:

Cicer arietinum.
Ervum lens.
Lupinus albus.
- luteus.
Ornithopus sativus.
Phaseolus communis.
- multiflorus.
Pisum sativum.
Robinia pseudacacia.
Vicia faba.

Primulaceae:

Cyclamen neapolitanum.
Primula japonica.

Asperifolieae:

Anchusa italica.
Cynoglossum officinale.

Solanaceae:

Solanum tuberosum.

Scrophulariaceae:

Euphrasia vulgaris.

Scrophulariaceae:

Linaria vulgaris.
Melampyrum silvaticum.
Mimulus luteus.
Veronica beccabunga.

Labiatae:

Lamium album.

Acanthaceae:

Acanthus spinosus.

Cucurbitaceae:

Cucurbita pepo.

Rubiaceae:

Galium dumetorum.
Rubia tinctorum.

Caprifoliaceae:

Adoxa moschatellina.

Valerianaceae:

Valeriana phu.

Dipsaceae:

Asterocephalus sp.
Knautia arvensis.
Scabiosa graminifolia.
- atropurpurea.

Compositae:

Achillea ochroleuca.
Aster chinensis.
- leucanthemus.
Calendula crista galli.
- micrantha.
Cichorium intybus.
Dahlia scapigera.
Helianthus annuus.
Inula helenium.
Pyrethrum Wilmottii.
Senecio vulgaris.

Santalaceae:

Thesium intermedium.
- pratense.

Anatomie der Wurzelhaare.

Ursprung der Haare. — Präformirte Zellen. — Form der Wurzelhaare. — Der einzelnen Pflanze inhärente Formen. — Veränderung der Wurzelhaare durch äußere Einflüsse. — Contactwirkungen. — Hemmungen durch den Contact. — Anderweitige Reizwirkungen. — Nutation der Haare. — Veränderung der Haarform ohne Contact mit festen Körpern. — Im dampfgesättigten Raum. — In Wasser und concentrirten Nährlösungen. — Wechsel der äußeren Bedingungen. — Übersicht der auf verschiedene Art erzielten Haarformen. — Veränderung der Wurzelhaarlänge. — Constante Länge der Wurzelhaare.

Bekanntlich sind die Wurzelhaare fast ausschließlich nur Ausstülpungen der äußersten Zellschicht des Organes, auf welchem sie entstehen. Bei den meisten Pflanzen, so bei sämmtlichen Phanerogamen, bleibt das Haar ein solcher Zellast, und nur in sehr wenigen Ausnahmsfällen wird dasselbe durch das Auftreten einer Querwand von der Mutterzelle getrennt.

Bei den von mir untersuchten Prothallien von Alsophila australis, Aspidium molle, Coenopteris foenicula entsteht das Rhizoid als Ast einer grünen Zelle, in welchen nur farbloses Protoplasma oder höchstens nur sehr wenige Chlorophyllkörner einwandern. Dieser Seitenast wird schon sehr zeitig durch eine Querwand abgetrennt, wodurch ein weiteres Vordringen der Chlorophyllkörner verhindert wird. Diese Wand liegt immer an der Basis des Rhizoids und lässt dasselbe dem Thallus wie aufgesetzt erscheinen. Manchmal kann sie auch fehlen. Aus den Zeichnungen BAUKE's (Botanische Zeitung 1880) muss ich ein Gleiches auch für andere Farnprothallien annehmen. Dieselbe Art der Haarbildung finden wir bei den unterirdischen Stengeln der Hymenophyllaceen.

Ferner schließt sich hier die Bildung der Rhizoiden von Blyttia Lyellii und der Borstenhaare von Metzgeria an. [1])

Eine Ausnahme von der exogenen Entstehung der Haare ist nach meinen Erfahrungen ausschließlich nur bei Marchantia polymorpha, Lunularia vulgaris und Corsinia marchantioides zu finden. Wie schon GASPARRINI [2]) 1856 beschrieben, entspringen die normalen Haare hier ebenfalls aus der äußersten Zellschicht. Bei einer Verletzung derselben wächst jedoch die darunter befindliche Zelle in das erstgebildete Haar hinein. So ein sekundäres Rhizoid kann noch ein tertiäres in sich tragen.

---

1) Vgl. LEITGEB, Untersuchungen über die Lebermoose. Heft III. p. 37 und Heft II. p. 36.

2) G. GASPARRINI, Richerche sulla natura dei succiatori. 1856. p. 23. Taf. I und II. Neuerdings haben KNY und BÖTTCHER diese endogene Rhizoidenbildung näher beschrieben in den Sitzungsber. d. bot. Vereins d. Prov. Brandenburg. XXI. 1878.

Das Auswachsen der Wurzelhaare erfolgt, wie wir schon oben pag. 165 gezeigt haben, in akropetaler Reihenfolge, ohne dass dabei eine bestimmte Stellung oder Anordnung der Haare zu bemerken wäre.

Nur in einigen wenigen Fällen gehen die Haare aus besonderen, von den übrigen Oberflächenzellen verschiedenen Zellen hervor. Dieselben sind zumeist an ihrem größeren oder geringeren Umfang deutlich zu erkennen. Derartige kleinere Zellen (meist nur $^1/_3$—$^1/_2$ so groß als die umliegenden) finden sich bei Nuphar luteum, Sagittaria sagittaefolia, Elodea canadensis, wo sie schon an der Wurzelspitze angelegt werden. Erfolgt kein Auswachsen zu Haaren, so verwischt sich nach und nach der Unterschied zwischen den einzelnen Zellen. Bei Hydromistria stolonifera[1]) und Hydrocharis morsus ranae[2]) sind schon unter der Wurzelhaube gewisse Zellen durch ihren größeren Umfang und ihre Tiefe — sie ragen in die Rinde hinein — besonders kenntlich gemacht. Dieselben wachsen später zu Wurzelhaaren aus.

Die hinlänglich bekannten präformirten Zellen von Lunularia und Marchantia brauche ich hier nicht weiter zu erwähnen.

Bei Corallorhiza[3]) werden Wurzelhaare nur an bestimmten papillös hervorragenden Stellen producirt und stehen in Folge dessen zu Gruppen vereinigt nur an bestimmten Punkten des Rhizoms. Etwas Ähnliches findet sich nach den Angaben von Nägeli und Leitgeb[4]) bei den Wurzeln von Lycopodium. Von der Epidermiszelle werden durch schiefe Wände keilförmige Zellen abgeschnitten, die sich wieder in je 3 Zellen theilen. Da nun jede derselben zu einem Haare auswächst, erklärt sich die Erscheinung, warum die Haare zumeist in Dreizahl bei einander stehen.

Nachdem wir bisher den Ursprung der Haare betrachtet haben, bleibt uns nur noch übrig, die Form derselben näher ins Auge zu fassen.

Im Vergleich zu der außerordentlichen Mannigfaltigkeit der Haare an den in Luft ragenden Pflanzentheilen bieten die Wurzelhaare schon vermöge ihrer Einzelligkeit nur geringere Formverschiedenheiten. Sie zeichnen sich jedoch dadurch aus, dass ihre Gestalt durch äußere Bedingungen in ziemlich weitgehender Weise modificirt und abgeändert werden kann.

Wir müssen daher unterscheiden zwischen den konstanten Formen, welche den Haaren einer bestimmten Pflanze inhärent sind, und

---

1) Nach Angabe v. Knv, Sitzungsber. d. bot. Vereins d. Provinz Brandenburg. 1878. (26. April).

2) Vgl. Pfeffer, Arb. d. Würzb. Instituts. Bd. I. p. 79.

3) Vgl. Reinke, l. c. p. 164.

4) Entstehung und Wachsthum der Wurzeln, in: Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik. 1868. Heft IV. p. 124.

jenen Formen, welche dem Wurzelhaar durch bestimmte äußere Einflüsse inducirt werden.

Zu ersteren gehören die Zäpfchenrhizoiden der Marchantiaceen, welche ich als bekannt voraussetzen darf. Dieselben entsprechen nach der Ansicht LEITGEB's [1]) den gleichmäßig verdickten Rhizoiden von Cyathodium und den Borstenhaaren, welche wir bei Monoclea und einigen Riccieen wiederfinden. Desgleichen zeigen die Haare von Stratiotes aloides nach den Angaben von KNY [2]) an ihrem basalen Theile korallenförmige Membranverdickungen, welche in das Innere der Zellen hineinragen. Dieselben werden gebildet, noch bevor sich die Außenwand der Zelle emporgewölbt hat, oder doch unmittelbar nachher.

Eine Membranverdickung nach außen war bisher an Wurzelhaaren noch nicht beobachtet. Ich fand derartige Haare jedoch bei Taxus baccata und habe sie auf Tafel I, Fig. 14 abgebildet. Es sind kleine warzenförmige Hervorragungen, welche gleichmäßig dicht über die ganze Oberfläche des Haares vertheilt sind, und dem Wurzelhaare dadurch ein eigenthümliches Aussehen verleihen. Außer diesen Haaren kommen bei Taxus keine anderen Haare vor.

Viel mannigfaltiger sind die Formen, welche durch äußere Einflüsse hervorgerufen werden. Ein Blick auf unsere Tafeln genügt, um uns hievon zu überzeugen; wir sehen hier knieförmig gebogene, verzweigte, handförmig ausgebreitete, geschlängelte und aufgeblasene Haare, die alle nur durch die Einwirkung des umgebenden Mediums, oder durch einen Wechsel desselben hervorgerufen wurden.

Die ursprüngliche Form des Haares ist immer nur der gerade Schlauch, der senkrecht auf die Längsaxe der Wurzel weiter wächst. Zur Veränderung dieser ursprünglichen Gestalt ist durchgehends ein kräftiges Wachsthum und eine dem entsprechende Menge von Nährstoffen nothwendig. An einer abgeschnittenen Wurzel bleiben die Haare unverändert, desgleichen wenn ein Mangel an Nährstoffen eintritt.

Wir haben vor Allem zu unterscheiden zwischen den Formen, welche durch den Contact mit einem festen Körper hervorgerufen werden, und den Formen, welche durch den Einfluss von Wasser und Luft ohne Contact mit festen Körpern bedingt sind.

Fassen wir zunächst die erste Kategorie ins Auge.

Was geschieht, wenn ein Wurzelhaar senkrecht auf eine feste unverrückbare Wand stößt? Es biegt unter einem rechten Winkel ab und wächst längs der Wand weiter. Man kann dies am besten sehen, wenn man eine Wurzel, etwa von Triticum vulgare, in einer engen Glasröhre wachsen lässt. Überall, wo das Haar auf die Glaswand stieß, sieht man es

---

1) Untersuchungen über die Lebermoose. Heft V. 1881.

2) KNY, Sitzungsberichte des bot. Vereins f. d. Prov. Brandenburg. 1878. (26. April).

rechtwinklig abgebogen. Der basale Theil des Haares ist dabei vollständig gerade geblieben. Es ist keine Ausbiegung vorhanden, etwa in der Art wie ein elastischer Stab ausbiegt, wenn er senkrecht gegen eine feste Wand gestoßen wird.

Wird der Widerstand, den ein derartiger fester Körper leistet, beseitigt, wächst das Wurzelhaar mit mehr oder weniger Abweichung in der früheren Richtung weiter, macht also eine zweite rechtwinklige Biegung.

Dieselben Umstände finden wir nun beim Wachsthum der Wurzeln im festen Boden wieder. Das Wurzelhaar stößt hier auf ein festes Körnchen. Es biegt aus und wächst längs seiner Oberfläche weiter. Hört der Contact auf, so wird es parallel seiner früheren Richtung, indem es die keinen Widerstand bietenden Luftlücken und Wasserspalten benutzt, vorwärtsdringen. Dieser Vorgang kann sich wiederholen, bis wir schließlich ein derartiges Bild bekommen, wie es in Fig. 3 a gezeichnet ist.

Das Wurzelhaar reagirt jedoch nicht immer in gleicher Weise. Es kann bei einem derartigen Hinderniss seine ursprüngliche Wachsthumsrichtung gänzlich aufgeben, sich an dem festen Körper fast scheibenartig verbreitern oder nach zwei oder mehreren Richtungen hin auswachsen. An Fig. 3 b sehen wir das Haar bei dem Aufstoßen auf ein Erdpartikelchen, das hier nicht mitgezeichnet ist, nach zwei Seiten weiter wachsen. Bei Fig. 7 stieß das Haar auf ein festes Erdklümpchen, einzelne Stellen des Haares wuchsen zu Ästen aus, welche das Bodenpartikelchen förmlich wie eine Hand festhalten.

Bei einem solchen Contact mit festen Körpern erleidet das Wachsthum des Wurzelhaares eine ziemlich bedeutende Hemmung, und es ist wahrscheinlich, dass eine derartige Hemmung das Auswachsen des Haares nach verschiedenen Seiten zur Folge hat.

Man kann sich von dem Gesagten am leichtesten überzeugen, wenn man die auf dem Boden eines Blumentopfes dahin kriechenden Wurzeln betrachtet. Am deutlichsten zeigt sich der Längenunterschied, wenn wir die Pflanzen in lockeren Sägespänen wachsen lassen, die den Wurzelhaaren nur wenig Widerstand entgegensetzen.

So stießen die Haare von Cicer arietinum in einer Entfernung von 0.1 mm auf die Wand des Blumentopfes, bogen dann rechtwinklig ab und wuchsen nur noch ungefähr 0.1 mm lang weiter. Sie wurden also im Ganzen 0.2 mm lang, während die in die Sägespäne ragenden Haare der entgegengesetzten Wurzelseite eine Länge von 0.8—1.1 mm erreichten.

Bei Zea mais wurden die Haare an der Contactseite 0.3—0.4 mm, ohne Contact 1.1—1.5 mm lang.

Etwas Analoges finden wir an den Luftwurzeln von Scindapsus pinnatus. Länge der Wurzelhaare an der Contactseite: 0.8 mm, an der freien Seite 1.2 mm.

Liegt die Wurzel der Wand sehr fest an, so kann das Auswachsen der Flächenzellen zu Haaren gänzlich unterdrückt werden.

Nach den Angaben FRANKE's [1]) tritt eine derartige Hemmung auch bei dem Verwachsen der Luftwurzeln von Hedera helix und Hoya carnosa ein. Die aneinanderliegenden Seiten zweier Luftwurzeln treiben Wurzelhaarpapillen, die, sobald sie aufeinanderstoßen, nicht mehr weiter wachsen und mit einander verkleben.

Wir ersehen aus dem hier Angeführten, dass auf das Wurzelhaar durch den Contact mit einem festen Körper ein gewisser Reiz ausgeübt wird, der vor Allem eine Hemmung des Längenwachsthums des Haares erzielt. Damit kann nun eine Veränderung der Form und Wachsthumsrichtung verbunden sein.

Wir haben es hier mit einer besonderen Art von Reiz zu thun, der nicht identisch ist mit der von DARWIN entdeckten, aber noch nicht vollständig bewiesenen Reizwirkung von festen Körpern an den Wurzelspitzen. Bestreuen wir nämlich im feuchten Raume wachsende Wurzelhaare mit Sandkörnchen, so bleiben die Haare, wenn sie nicht mechanisch verletzt sind, vollständig gerade, ob nun die Sandkörnchen an der Spitze oder einem anderen Theile des Wurzelhaares haften. Ein Ätzen der Haare mit Höllenstein, wie dies DARWIN an Wurzeln gethan, ist bei den Haaren nicht möglich, da dieselben hiedurch getödtet werden.

Nur unter der Bedingung, dass ein derartiger Reiz mangelt, können wir es uns erklären, warum die Haare in feuchter Erde gerade bleiben. Der Contact bleibt in feuchter Erde, nur vermag das Wurzelhaar die einzelnen Körnchen leicht bei Seite zu schieben, und da es durch die einfache Berührung nicht gereizt wird, bleibt es eben gerade.

Eine Ausnahme hievon machen die Wurzelhaare von Azolla caroliniana und Muscari botryoides. Dieselben erfahren zwar durch den Contact mit Schlammtheilchen keine Ablenkung von der ursprünglichen Wachsthumsrichtung, wohl aber werden die Haare im Schlamme gewunden und gedreht, während sie im Wasser, also ohne Contact, gerade bleiben.

Man könnte vielleicht glauben, dass die Beklebung der Wurzelhaare im trockenen Boden von Einfluss sei; dies ist jedoch nicht der Fall, da manche Haare, wie z. B. Tradescantia erecta, fast gar keine Beklebung zeigen, und trotzdem die für andere Pflanzen charakteristischen Formen aufweisen.

Ein wichtiger Faktor, der bei der Erklärung der Wurzelhaarform in der Erde eine Rolle spielt, sind die von dem Wurzelhaar ausgeführten nutationsartigen Krümmungen. Wir werden später auf die Bedingungen zurückkommen, unter welchen sie sich bilden. Ist nun ein Wurzel-

---

1) Beiträge zur Kenntniss der Wurzelverwachsungen in: COHN's Beiträge zur Biologie der Pflanzen.

haar auf der Innenseite der Krümmung mit Erdpartikelchen beklebt, so kann dies leicht den Anschein erhalten, als ob das Haar durch diesen Contact abgelenkt worden wäre.

Diese nutationsartigen Krümmungen kommen ferner noch in Betracht, sobald zwei oder mehrere Wurzelhaare aneinander kleben. Die Fähigkeit der Wurzelhaare, sich spiralig zu winden, verbunden mit einem ungleichen Wachsthum der beiden Haare, veranlasst dieselben, sich gegenseitig zu umranken, wie wir dies in Fig. 11 und 12 wahrnehmen. Die Wurzelhaare können sich auch wieder trennen und andere Haare umschlingen oder, zu mehreren vereinigt, ein strickartiges Gebilde darstellen.

Am besten erhält man solche Verschlingungen, wenn man Keimpflanzen von Vicia faba oder Cicer arietinum in abwechselnd feucht und trocken gehaltenen Sägespänen cultivirt. In Sägespänen kommt das Aneinanderhaften der Haare leichter zu Stande, und zugleich befördert der Wechsel der Feuchtigkeit die Krümmungsfähigkeit der Haare.

Ähnliche gewundene Stränge hat auch schon W. P. Schimper[1]) an den Rhizoiden von Catharinea (Atrichum) undulatum und den nahestehenden Polytrichaceen beobachtet.

Nachdem wir also gesehen, welche Veränderungen die Gestalt der Wurzelhaare durch den Contact mit festen Körpern erleidet, kommen wir zu der Einwirkung von feuchter Luft und Wasser, die ebenfalls besonders beim Wechsel bestimmend für die Form der Wurzelhaare sind.

Anfänglich, so lange die Wurzelhaare eine gewisse Größe nicht überschreiten, sind sie ausnahmslos gerade, ob sie nun in Erde, Wasser oder im feuchten Raume wachsen. Diese zuerst gebildeten Strecken bleiben auch bei der späteren Entwickelung immer gerade, woher es kommt, dass sämmtliche Haare Krümmungen, Anschwellungen etc. niemals an ihrer Basis, sondern immer erst in einiger Entfernung von ihrem Insertionspunkte an der Wurzel zeigen.

Im dampfgesättigten Raume bleiben die Wurzelhaare sehr lange Zeit gerade, und nur gegen den Schluss ihres Wachsthums zeigen sie knieförmige Krümmungen, wie wir sie in Fig. 2 und 4 abgebildet haben (z. B. bei Sinapis alba). Es entstehen ausnahmsweise auch geschlängelte oder spiralig gedrehte Haare (z. B. bei Muscari botryoides, Fig. 10).

Diese Veränderungen müssen jedoch nicht eintreten, was uns z. B. Marchantia polymorpha beweist, wo die Rhizoiden selbst nach mehrwöchentlichem Aufenthalt im feuchten Raum gerade geblieben waren.

In Wasser bleibt die Mehrzahl der Wurzelhaare ebenfalls lange Zeit gerade und viele Pflanzen zeigen niemals Veränderungen.

Nur wenn ein reichlicher Nährstoffüberschuss die Wachsthumsthätig-

---

1) Recherches anatomiques et morphologiques sur les mousses. 1848. p. 18 und Taf. IV. Fig. 15—17.

keit erhöht, können besondere Formen entstehen. Bei Brassica napus (Fig. 4), Sinapis und Verwandten, bei Tradescantia kommen in Wasser knieförmige Krümmungen vor.

Bilden sich ausnahmsweise beim Mais im Wasser Wurzelhaare, so nehmen dieselben entweder eine geschlängelte Form an, ähnlich den Haaren von Muscari, oder es äußert sich der Einfluss des Wassers darin, dass sich zäpfchenförmige Membranverdickungen bilden, welche in das Innere des Zelllumens hineinragen. Fig. 17 gibt uns ein Beispiel hievon.

Bei zahlreichen anderen Pflanzen bilden die Haare in Wasser ebenfalls Membranverdickungen, wenn auch nur an wenigen Stellen. Derartige mehr breite als zäpfchenförmige Verdickungen befinden sich besonders häufig an der Spitze des Wurzelhaares (Vgl. Fig. 2). Wächst ein unterliegender Ast des Haares weiter, bleibt die Verdickung an der Biegungsstelle zurück (Fig. 4).

Bei der Aussaat von Marchantia-Brutknospen auf Wasser entstehen korkzieherartig gedrehte Rhizoiden, welche jedoch keineswegs sehr regelmäßig gewunden sind. Schon die Spitze des Rhizoids ist gebogen und durch Fixirung derartiger Nutationskrümmungen kommen Bilder zu Stande, wie wir sie in Fig. 15 vor uns haben.

Sind in dem zur Kultur verwendeten Wasser gar keine anorganischen Nährstoffe enthalten, so zeigen die Rhizoide zuweilen blasige Auftreibungen.

Ein Mittel, alle Krümmungen und Formdifferenzen deutlicher zu machen, besteht darin, dass man statt des gewöhnlichen Brunnenwassers oder destillirten Wassers eine mehr weniger concentrirte Nährstofflösung[1]) verwendet.

Ich variirte meist zwischen einer Lösung von 1—10 Gramm Salz auf 1000 ccm Wasser. Da es hier nur auf die osmotische Leistung des Salzes ankommt, kann man auch Lösungen von Kochsalz, salpetersaurem Kalk oder Kali verwenden, wodurch die Pflanzen jedoch leichter geschädigt werden, als durch eine Nährstofflösung.

In Lösungen von 1—4 pro mille Salz zeigten sich die Wurzelhaare nur schwach gebogen, spiralig gewunden und geschlängelt, oder mit jenen schon oben erwähnten knieförmigen Biegungen versehen.

Eine concentrirtere Lösung hemmt das Längenwachsthum der Wurzelhaare sehr bedeutend, wofür jedoch ihr Dickenwachsthum stark begünstigt wird. Würde das Haar vollständig gleichmäßig in die Dicke wachsen,

---

1) Dieselbe bestand aus:

4 Theilen salpeters. Kalk
1 Thl. - Kali.
1 - phosphors. Kali
1 - schwefels. Magnesia.

müsste eine Kugel entstehen. Dies findet nur selten und nur in sehr concentrirten Lösungen (20 %) statt.

Dagegen zeigen die Haare häufig zuerst normales Wachsthum, dann vergrößert sich ihr Durchmesser, sie werden förmlich aufgeblasen, dann wieder schmäler, bis sich wieder eine Auftreibung zeigt. Dieser Vorgang kann sich oftmals hintereinander wiederholen, wodurch dann derartige Formen zu Stande kommen, wie wir sie in dem nebenstehenden Holzschnitt Fig. 1 und auf Taf. I, Fig. 16 abgebildet haben. Die letztere

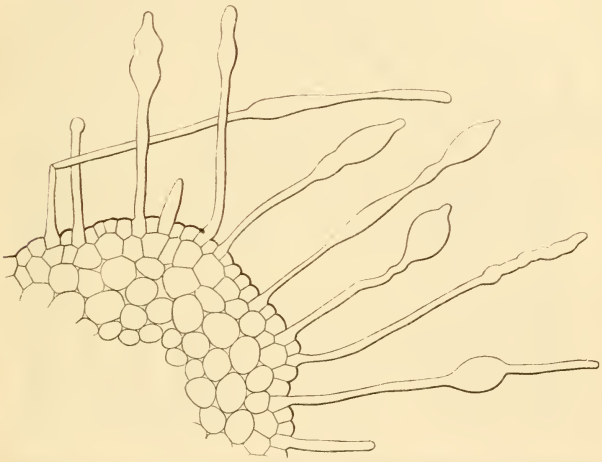


Fig. 1. Die Wurzelhaare von Avena sativa, in einprocentiger Nährstofflösung gewachsen; 98fach vergrößert.

Zeichnung stammt von der Wurzel eines Brassica-Keimlings, die in einer 2procentigen Chlorcalciumlösung wuchs; Fig. 1 (Holzschnitt) ist einer Haferpflanze entnommen, deren Wurzeln sich in einer 1procentigen Nährstofflösung befanden. Die Bildung der Wurzelhaare war hier durch die Nutation der Wurzel sehr gefördert.

Aus dem bisher Angeführten ersehen wir, wie bei konstanten äußeren Bedingungen sich nach und nach Einflüsse geltend machen, welche zu einer Formveränderung der Haare führen. In viel höherem Maße geschieht dies beim Wechsel der äußeren Bedingungen. Kommen Haare aus Wasser in feuchte Luft, so kollabiren dieselben. Dagegen werden große Formdifferenzen erzielt beim umgekehrten Versetzen aus feuchter Luft in Wasser, oder noch besser in concentrirte Nährstofflösungen.

Am interessantesten ist die Erzielung von verzweigten Wurzel-

haaren durch diesen Wechsel äußerer Bedingungen, wodurch zu gleicher Zeit die in der Literatur nur vereinzelt angegebenen Auszweigungen der Haare ihre Erklärung finden. Bei kräftiger Entwickelungsfähigkeit der Wurzelhaare sind wohl die Haare der meisten Pflanzen befähigt, sich zu verzweigen, wenn auch gewisse Pflanzen, wie z. B. Brassica napus, besonders dazu geneigt sind. Es kann sich hiebei entweder der Scheitel dichotomisch theilen (Holzschnitt Fig. 2, 3), oder etwas unterhalb des

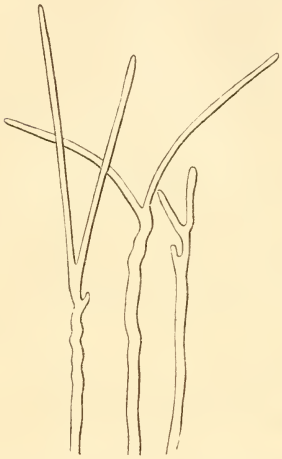


Fig. 2. Wurzelhaare von Brassica napus, 98fach vergrößert.

Fig. 3. Wurzelhaare von Brassica napus, 98fach vergrössert.

Scheitels entstehen mehrere (Fig. 9) oder nur ein (Fig. 8) Seitenast. In destillirtem Wasser werden die Formen viel schlanker (Fig. 2), als wenn die Wurzeln in concentrirte Nährstofflösungen gebracht wurden (Fig. 3).

Außer der Verzweigung der Wurzelhaare werden durch den Wechsel des Mediums in ausgezeichneter Weise noch alle übrigen bisher genannten Formen erzeugt, besonders aber die aufgeblasenen und gedrehten Haare. Bei den Wurzelhaaren von Hordeum und Zea mais ist auch eine lokale Verdickung der Membran nicht selten. An den Rhizoiden von Farnprothallien werden ähnliche Gestaltsveränderungen hervorgerufen, und auch die für Mastigobryumhaare angegebenen Verzweigungen rühren vermuthlich gleichfalls von Feuchtigkeitsdifferenzen her, wie denn die Wurzel überhaupt im Boden häufig einem derartigen Wechsel ausgesetzt ist. Ist der Boden ausgetrocknet und wird er sodann plötzlich begossen, muss dies ähnlich wirken, als ob die Wurzeln aus einem feuchten Raume in Wasser

versetzt würden. Es entstehen dann Verzweigungen, Krümmungen unabhängig vom Contact mit dem Boden.

Zur allgemeinen Übersicht reihe ich eine Zusammenstellung jener Formen an, welche die Wurzelhaare unter äußeren Bedingungen annehmen können:

1) Das Wurzelhaar ist ein geradliniger Zellast;
2) knieförmig; das Wachsthum der Wurzelhaarspitze erleidet eine Hemmung, und unter derselben wächst eine Ausstülpung weiter (Fig. 2). Zugleich kann an der Wurzelhaarspitze und Biegungsstelle eine Membranverdickung stattfinden (Fig. 2 und 4);
3) geschlängelt; entsteht, indem sich mehrere knieförmige Biegungen aneinander reihen (Fig. 13);
4) dichotomisch verzweigt (Holzschnitt Fig. 2 und 3), monopodial verzweigt (Fig. 8, 9), die einzelnen Äste können dabei gerade oder gebogen sein, oder auch aufgetrieben (Fig. 1);
5) gebogen, d. h. nur die Spitze des Haares ist gekrümmt;
6) spiralig; je nachdem die Spirale eng oder weiter gewunden ist, unterscheiden wir verschiedene Unterformen (Fig. 10, 15);
7) rankend; zwei oder mehrere Haare umschlingen sich gegenseitig (Fig. 11, 12);
8) aufgetrieben. Das Wurzelhaar zeigt an verschiedenen Stellen oder nur an einer (Spitzentheil) kugelförmige Anschwellungen, welche einen 3—4 fach größeren Durchmesser haben können (Fig. 16, Holzschnitt Fig. 1), als das normale Haar. Die Auftreibungen sind oft auch unregelmäßig (Fig. 1).

Ebenso wie die Form ist bis zu einem gewissen Grade auch die Länge der Wurzelhaare von äußeren Bedingungen abhängig. Außerdem kommt noch jeder Pflanze eine specifische Entwickelungsfähigkeit ihrer Wurzelhaare zu, weshalb die Wurzelhaare verschiedener Pflanzen unter denselben Bedingungen nicht immer gleich lang sind.

Am längsten werden die Wurzelhaare im feuchten Raume, und wenn das Wachsthum der Wurzel durch Nutation u. s. w. besondere Hemmungen erleidet. So erreichten die Wurzelhaare von Pisum sativum im feuchten Raume eine Länge von 2.5 mm, während sie in Erde durchschnittlich immer kürzer blieben. Ebenso waren die Haare von Avena sativa in Wasser bei einer starken Nutationskrümmung der Wurzeln bis zu 4.7 mm lang, während sie sonst ohne Nutationskrümmung nie länger als 1—2 mm wurden.

Verminderung resp. Vermehrung der Erdfeuchtigkeit wirkt nicht auf alle Pflanzen gleichmäßig ein. Ein Theil der Pflanzen besitzt bei sehr trockenem Boden, ein anderer Theil bei feuchtem Boden

längere Haare. Es machen sich hier wahrscheinlich zwei ungleichsinnig wirkende Faktoren geltend. Erstens Vergrößerung der Wachsthumsfähigkeit der Haare bei reichlichem Luftzutritt und geringerer Feuchtigkeit, zweitens die Hemmungen, welche durch den Widerstand eines festen Bodens an den Haaren hervorgebracht werden.

Je nachdem der eine oder der andere Faktor überwiegt, wird das Resultat ein anderes sein.

Die Anzahl der gebildeten Haare steht mit der Länge derselben in keinem bestimmten Zusammenhang.

Vicia faba.

Länge der Wurzelhaare.			Breite der Wurzelhaare.
1) In sehr feuchter Erde	0.24 mm	(Mittel aus 15 Mess.)	0.013—0.018
2) In etwas weniger feuchter Erde	0.28 mm	(- - 22 -)	0.014—0.02
3) In trockener Erde	0.52 mm	(- - 42 -)	0.02 —0.025

Die Länge der Wurzelhaare wurde an den verschiedensten Stellen der Wurzel bestimmt.

Pisum sativum.

Länge der Wurzelhaare.			Breite der Wurzelhaare.
1) In feuchter Erde	0.33 mm	(Mittel aus 27 Mess.)	0.013—0.018
2) In weniger feuchter Erde	0.50 mm	(- - 21 -)	—
3) In trockener Erde	0.68 mm	(- - 30 -)	0.013—0.018

Die durchschnittliche Breite der Wurzelhaare variirt nicht bedeutend.

Tradescantia erecta.

Länge der Wurzelhaare.		Breite der Wurzelhaare.
1) In sehr feuchter Erde	1.9—2.4 mm	0.011—0.014 mm
2) In mäßig feuchter Erde	1.1—1.9 mm	0.14 —0.033 mm
3) In trockener Erde	0.8—1.3 mm	desgl.

Die Dicke der Haare nimmt mit steigender Feuchtigkeit ab, während die Länge zunimmt.

Avena sativa.

Länge der Wurzelhaare.		Breite der Wurzelhaare.
1) In feuchter Erde	1.1—1.9 mm	0.008—0.013 mm
2) In mäßig feuchter Erde	0.8—1.3 mm	0.011—0.018 mm
3) In trockener Erde	0.5—1.1 mm	0.013—0.018 mm

Wie wir schon oben angedeutet, ist die Maximallänge, welche die Wurzelhaare der einzelnen Pflanzen erreichen können, verschieden.

Abgesehen von dem unbeschränkten Längenwachsthum der Laubmoosrhizoiden, finden wir die längsten Wurzelhaare bei Marchantia, die im feuchten Raume eine Länge von 18 mm erreichten.

Bei Phanerogamen fand ich die größte Länge der Wurzelhaare bei

Trianea bogotensis (in Wasser) 8 mm,
Potamogeton sp. (in Wasser) 5 mm,
Elodea canadensis (in Schlamm) 4 mm,

denen sich

Gymnadenia conopsea (in Erde) mit 3.5 mm anschloss.

Die folgenden Zahlen waren Pflanzen entnommen, deren Wurzeln im feuchten Raum, also unter sehr günstigen Bedingungen wuchsen, dabei wurde auf eine nur ausnahmsweise eintretende Hypertrophie der Haare keine Rücksicht genommen.

Tradescantia erecta	3,2 mm.	Vicia faba . . .	0.8 mm.
Brassica napus .	3.0 -	Cicer arietinum . .	0.7 -
Ophrys arachnites	2.6 -	Taxus baccata . .	0.6 -
Pisum sativum .	2.5 -	Convallaria latifolia	0.5 -
Avena sativa .	2.5 -	Muscari botryoides	0.5 -
Ranunculus ficaria	1.5 -	Primula japonica	0.35 -
Panicum miliaceum	1.1 -	Sorghum sacharatum	0.3 -
Allium triquetrum	1.0 -	Abies abovata . .	0.15 -
Lilium candidum	0.9 -		

Die Breite der Wurzelhaare schwankt innerhalb viel engerer Grenzen, und da dieselbe durch äußere Bedingungen oft sehr verändert wird, lassen sich schwer sichere Zahlen angeben. Zumeist entspricht einer größeren Länge auch eine größere Breite, wobei häufig die Basis des Haares dicker ist, als die Spitze desselben.

Figurenerklärung zu Tafel I.

Fig. 1 (98/1) Sinapis alba. Die Wurzeln wurden aus dem dampfgesättigten Raum in eine 15% Nährstofflösung versetzt.
Fig. 2 (260/1) Biscutella auriculata. Die Wurzeln wurden aus einer Lösung von 5% salpetersaurem Kalk in destillirtes Wasser übertragen.
Fig. 3 (98/1) Tradescantia erecta. In sehr trockener Erde erzogen.
Fig. 4 (260/1) Brassica napus. Bei Kultur in Wasser.
Fig. 5 (stark vergrößert) Triticum vulgare. Beklebung eines Wurzelhaares mit Bodenpartikeln.
Fig. 6 (98/1) Brassica napus. Das Haar einer in trockener Erde gewachsenen Wurzel.
Fig. 7 (98/1) – – Die Wurzel war in sehr trockener Erde gewachsen.
Fig. 8 (98/1) Cicer arietinum. Die Wurzel kam aus dem feuchten Raum in Leitungswasser.
Fig. 9 (98/1) Brassica napus. Aus dampfgesättigtem Raum in 10% Nährstofflösung.
Fig. 10 (150/1) Muscari botryoides v. odorans. Die Haare einer in Erde gewachsenen Wurzel.
Fig. 11 (150/1) Cicer arietinum. Die Wurzel wurde aus dem feuchten Raum in Leitungswasser übertragen.
Fig. 12 (185/1) Vicia faba. Die Wurzeln waren zwischen Sägespänen gewachsen.
Fig. 13 (110/1) Panicum miliaceum. In dampfgesättigter Luft.
Fig. 14 (270/1) Taxus baccata. Haare einer im Freien gewachsenen Pflanze.
Fig. 15 (67/1) Marchantia polymorpha. Die Brutknospen waren auf einer Lösung von 10% Nährstoff kultivirt.
Fig. 16 (98/1) Brassica napus. Die Wurzeln befanden sich in einer Lösung von 20% Chlorcalcium.
Fig. 17 (270/1) Zea mais. Die Wurzeln waren in destillirtem Wasser kultivirt.

VII.

Die Beeinflussung des Wachsens durch verminderte Partiärpressung des Sauerstoffs.

Von

A. Wieler
aus Hamburg*).

Mit 1 Figur in Holzschnitt.

Schon Malpighi wies darauf hin, dass die Pflanzen zu ihrer Existenz die atmosphärische Luft nicht entbehren können, da die Samen ohne dieselbe nicht zu keimen vermögen. 1777 zeigte C. W. Scheele [1]), dass bei der Keimung Feuerluft (Sauerstoff) verbraucht und dafür Luftsäure (Kohlensäure) gebildet werde. Auch sollen nach diesem Autor in reiner Feuerluft die Gewächse nicht sonderlich fortkommen. Erst nach Begründung der neuen chemischen Theorie durch Lavoisier, nachdem das Wesen des Sauerstoffs erkannt war, wurde es möglich, ein tieferes Verständniss in diesen Vorgang zu bringen. Daher geht Hand in Hand mit der Begründung der Lavoisier'schen Theorie die Wiederbelebung einer Ernährungstheorie und die Aufstellung einer Athmungslehre. Besonders waren es Ingenhousz, Senebier und Saussure, die qualitativ und quantitativ das Verhältniss von Assimilation und Athmung festzustellen suchten. Ingenhousz [2]) hat zuerst klar und deutlich beide Processe als von einander unabhängig nachgewiesen, indem er zeigte, dass die Zersetzung der Kohlensäure nur in grünen Pflanzentheilen unter Einfluss des Lichtes stattfinde, dass bei nicht grünen Organen oder im Dunkeln nicht nur Nachts, sondern auch am Tage Athmung statthabe. Diese mit aller Energie vertretene Anschauung regte die Untersuchung nach der Bedeutung der Luft für die Pflanzen und speciell für ihren Athmungsprocess lebhafter an. Boyle, Muschenbroek, Boerhave hatten

*) Von der naturwissenschaftlichen Fakultät in Tübingen preisgekrönte Arbeit.

1) Chem. Abhandlung von Luft und Feuer. 1782.

2) Versuche mit Pflanzen. 1790.

es bereits sehr wahrscheinlich gemacht, dass im luftleeren Raume keine Keimung stattfinde, dass also der Sauerstoff für diesen Process unumgänglich nöthig sei. Diese Resultate bestätigten Huber und Senebier. Letzterer[1]) constatirte auch durch Experimente mit Zweigen von Münze die Richtigkeit der von Huyghens und Papin angestellten Versuche, dass die Pflanzen im luftleeren Raume zu Grunde gehen. Dahingegen bezweifelt Senebier[2]) die Humboldt'sche Entdeckung, dass Champignons in Stickstoff und Wasserstoff lebhafter wachsen, als in der atmosphärischen Luft, er glaubt vielmehr, dass beide Gase nicht von Beimengungen an Sauerstoff frei gewesen sind. Ausführlicher wird seine Bedeutung für den Keimungsvorgang in der von Huber[3]) und Senebier gemeinschaftlich verfassten Arbeit dargelegt. Reiner Sauerstoff[4]) soll anfangs freilich die Keimung beschleunigen, scheint jedoch auf die Dauer schädlich zu wirken. In einem Gemisch von Sauerstoff und Stickstoff[5]), resp. Wasserstoff verläuft der Vorgang günstiger, wenn 3 Theile Stickstoff, resp. Wasserstoff mit 1 Theil Sauerstoff gemischt sind, als wenn das Verhältniss der gemischten Gase das umgekehrte ist. In reinem Wasserstoff oder Stickstoff, als alle störenden Beimengungen ausgeschlossen waren, keimten die Lattichsamen nicht mehr, wohl aber die Erbsensamen. Diese Beobachtungen zeigen, dass der Sauerstoff unentbehrlich ist für die Entwicklung der Pflanzen, dass aber eine sehr kleine Menge desselben genügt, um die Processe in der Pflanze einzuleiten. Das Keimen von Erbsen in den sauerstofffreien Medien rührt vermuthlich daher, dass die Samen eine gewisse Menge Sauerstoff in dem Gewebe enthalten, der gegen die umgebenden Gase hinausdiffundirt.

Während Huber und Senebier sich damit begnügten, die Nothwendigkeit des Sauerstoffes zum Keimen und zur Existenz der Pflanzen nachzuweisen, bemühte sich Saussure[6]), den zum Wachsen nöthigen Sauerstoff quantitativ zu bestimmen. Pflanzen mit grünen Blättern[7]), z. B. Polygonum persicaria, Epilobium molle und hirsutum, Lythrum salicaria, Inula dysenterica, wachsen bei einem Drucke von $^3/_4$ Linien oder $1^1/_2$ bis 2 mm ebenso gut wie in der atmosphärischen Luft, wenn sie dem Tageslicht ausgesetzt, aber vor den direkten Sonnenstrahlen geschützt sind. Ebenso verhalten sie sich im Stickstoff.[8]) Entfernt man das von den grünen Pflanzentheilen ausgeschiedene Sauerstoffgas, so kann man die Entwicklung der Pflanzen aufhalten. Leider hat Saussure[9]) nicht festgestellt, bei welcher Menge Sauerstoff die Pflanzen im Dunkeln aufhören zu wachsen. Bei dem geringen Druck von $^3/_4$ Linie keimen Erbsensamen noch nach 14 Tagen, wenn man

1) J. Senebier, Physiologie végétale. 1800. Bd. III, p. 106, 108.

2) l. c. p. 119.

3) F. Huber et Senebier, Mémoires sur l'influence de l'air et de diverses substances gazeuses dans la germination de différentes graines. 1801. — 4) § IV. — 5) § VI.

6) Recherches chimiques sur la végétation. 1804. Chap. VI.

7) § 5. — 8) § 2. — 9) § 3.

täglich die Evakuirung erneuert. Die Samen bringen es jedoch nicht weiter als bis zur Bildung des Würzelchens.

Während es also lange bekannt war, dass die phanerogamischen Gewächse ohne Sauerstoff nicht leben können, hat sich erst neuerdings herausgestellt, dass es eine Gruppe von Pilzen giebt, welche nicht auf den atmosphärischen Sauerstoff angewiesen sind. Es ist Pasteur's[1] Verdienst, nachgewiesen zu haben, dass Gährung und Fäulniss auf Thätigkeit von Pilzen beruhen. Die Spross- und Spaltpilze entziehen nach diesem Autor den chemischen Verbindungen der Nährlösungen, in denen sie sich befinden, den Sauerstoff. Sogar so weit ging Pasteur mit seiner Behauptung, dass er sagte, die Gährung könne nur unter Sauerstoffabschluss stattfinden. Wenn auch diese letztere Behauptung von Nägeli[2] als irrig nachgewiesen ist, vielmehr gezeigt wurde, dass der atmosphärische Sauerstoff die Gährung befördert, so hat Pasteur doch damit Recht, dass derselbe für die Existenz der Gährungspilze nicht nothwendig ist. Diese können leben und sich vermehren, wenn nur immer die erzeugten schädlichen Produkte entfernt werden, andernfalls gehen sie zu Grunde, ebenso wie ein brennendes Licht erlischt, wenn der Kohlensäuregehalt der Luft eine bestimmte Grenze überschritten hat. Leben diese Pilze unter den geeigneten Bedingungen ohne Gährthätigkeit, so können sie selbstverständlich den atmosphärischen Sauerstoff nicht entbehren. Entzieht man ihnen unter diesen Umständen den Sauerstoff, so tritt intramolekulare Athmung wie bei den übrigen Pflanzen auf, also auf Kosten der in den Zellen enthaltenen Stoffe. Ohne Gährthätigkeit genügt allerdings eine außerordentlich geringe Menge Sauerstoff zum Wachsen der Hefezellen. Ähnlich wie diese verhält sich Mucor mucedo[3], nur steht er jenen an Gährtüchtigkeit nach. Der Mucor stolonifer vermag in beschränktem Maße Gährung hervorzurufen ohne freien Sauerstoff, aber zum Wachsthum kann er ihn nicht entbehren.

Gleichwie die Keimung und das Wachsthum von dem Sauerstoff der Luft abhängig sind, so auch die Bewegungserscheinungen der Pflanzen. Bereits 1774 veröffentlichte Corti[4] Versuche über die Bewegungsvorgänge. Er brachte Charen in den Recipienten einer Luftpumpe, evakuirte und ließ die Pflanzen 48 Stunden stehen. Die Bewegungen hatten in den Zellen aufgehört und begannen im Wasser nach 8—12 Stunden wieder, nachdem die Gewächse aus dem Recipienten herausgenommen waren. Mit diesen Ver-

---

1) Etude sur la bière. 1876. Comptes rendus LXII, 1861. LXVI, 1863. LXXV, 1872. LXXX, 1875.

2) Theorie der Gährung, Abh. d. k. bayer. Akad. d. Wissenschaften. II. Cl. Bd. XIII. Abth. II. 1879.

3) Brefeld, Ueber Gährung. I. Landwirthsch. Jahrb. III. 1874. p. 87.

4) Meyen, Neues System der Pflanzen-Physiologie. II. 1838. Referat über Corti's Arbeit: Osservazioni microscopiche sulla Tremella e sulla circolazione del fluido in una pianta acquajuolo. Lucca 1774. p. 210.

suchen stehen die von Dutrochet [1]) im Widerspruch. Er beobachtete noch 22 Tage lang Bewegung im Protoplasma. Hofmeister [2]) hat seine Beobachtungen jedoch bei Wiederholung der Corti'schen Versuche als falsch nachgewiesen. Auch Kühne [3]) hat gezeigt, dass bei Abschluss von Luft oder in Wasserstoff oder Kohlensäure keine Protoplasmabewegung stattfindet. Gleiches gilt für Myxomyceten: keine Bewegung und keine Entwicklung bei mangelndem Sauerstoff.

Ferner geht aus den Kabsch'schen [4]) Untersuchungen hervor, dass auch die sogenannten Reizbewegungen vom Sauerstoff der Luft abhängig sind. Erst bei einem Drucke von 20 bis 25 mm hört die Reizempfindlichkeit z. B. der Berberisstaubgefäße und der Mimosenblätter auf.

Wie Wortmann [5]) beobachtete, hat im sauerstofffreien Raum der Geotropismus auf Keimwurzeln keinen Einfluss, ein Zeichen, dass kein Wachsthum stattfindet.

War es durch zahlreiche Untersuchungen festgestellt worden, dass die Luft für das Wachsthum der Pflanzen unumgänglich nöthig ist, so lag der Gedanke nahe, zu ermitteln, ob der Druck der atmosphärischen Luft einen Einfluss auf das Wachsthum hat. Bedenkt man, dass die phanerogamischen Gewächse bis zu einer Höhe von 6000 m im westlichen Tibet [6]), kryptogamische entsprechend höher vorkommen, und dass Pflanzen noch in einer Tiefe von 200 m unter dem Meeresspiegel [7]) ihr Leben fristen können, woselbst die Partiärpressung des Sauerstoffes größer ist als die der atmosphärischen Luft, so musste der Gedanke, den bereits Senebier [8]) und Humboldt [9]) geäußert hatten, dass der Druck der Luft einen Einfluss auf das Wachsthum, mithin auf die ganze Gestalt der Pflanze hat, nothwendigerweise auftauchen. Während sich Humboldt nur in Muthmaßungen über diese Frage ergangen hatte, versuchte Döbereiner [10]) dieselbe experimentell zu beantworten. Er stellte den folgenden Versuch an: »In Heide-Dammerde, die mit Wasser befeuchtet war, ließ ich gleichzeitig Gerste keimen in halb verdünnter Luft, bei einem Stande von 14 Par. Zoll der Barometerprobe, und in doppelt verdichteter Luft unter einem Druck von 2×28 Par. Zoll Quecksilberhöhe. Jede der beiden Glocken, worin der

1) Ann. d. Sciences nat. 2° série. T. 9. 1838. p. 31.

2) Die Lehre von der Pflanzenzelle. 1867. p. 49.

3) Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität. 1864. p. 88 u. 104.

4) Bot. Ztg. 1862. p. 342 u. f.

5) Arb. a. d. Bot. Inst. zu Würzburg. 1880. Bd. II. p. 509.

6) Schlagintweit, Results of a scientific mission to India and High Asia. 1862. Vol. II. p. 500.

7) The voyage of the Challenger: The Atlantic. By W. Thomson. 1877. Vol. II. p. 338.

8) Physiologie végétale. 1800. Bd. III. p. 105.

9) Ansichten der Natur. 1849. 3. Aufl. (1808): Anm. 14 zu »Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse«.

10) Gilbert's Annalen. 1822. Bd. 72. p. 212.

Keimungsprocess veranlasst wurde, fasste ungefähr 320 Kubikzoll, und es waren daher in der ersteren etwa $\frac{320}{2} = 160$, und in der letzteren $320 \times 2 = 640$ Kubikzoll atmosphärische Luft enthalten«. Die Keimung erfolgte in beiden Glocken gleich schnell, dann wuchs aber der Keimling in der verdichteten Luft schneller als in der verdünnten. Aus diesem Resultat folgerte Döbereiner, dass die Größe der Gewächse im directen Verhältnisse zum Luftdruck steht. Dass dieser Schluss verfehlt ist, fällt sofort in die Augen, da der Versuch bei normalem Druck als Tertium comparationis fehlt.

Da durch die Döbereiner'schen Versuche die Frage nach der Bedeutung des Luftdruckes für das Pflanzenwachsthum seine Erledigung nicht gefunden hatte, so ist P. Bert [1]) auf dieselbe zurückgekommen. Zur Lösung dieser Aufgabe richtete Bert seine Versuche auf doppelte Weise ein. In der einen Versuchsreihe verminderte er den Luftgehalt, in der anderen den Sauerstoffgehalt in bestimmter Weise. In analoger Weise wurden die Versuche für höhere Drucke angestellt, indem der Sauerstoffgehalt in der zweiten Reihe und der Atmosphärendruck in der ersten entsprechend vermehrt wurden. Es zeigte sich nun, dass der Luftdruck als solcher keinen Einfluss auf das Wachsthum hat, dass es nur auf die Partiärpressung des Sauerstoffes ankommt. Die für Keimung mit Korn, Gerste und Kresse angestellten Versuche ergaben, dass die Keimung langsamer geschieht bei einem Druck von 50 bis 25 cm, als beim normalen Luftdruck, dass ferner dieser Process bei 8 bis 7 cm Druck stille steht. Im Übrigen wurde mit Mimosa pudica experimentirt; bei einem Druck von 25 cm fielen die Blätter ab, und die Pflanzen gingen bald zu Grunde. Einen einzigen Versuch hat Bert mit Algen gemacht. Sie sollen bei demselben Druck zu wachsen aufhören wie die Mimosa pudica.

Auch bei vermehrtem Luftdruck ist einzig und allein die Partiärpressung des Sauerstoffes maßgebend. Bereits bei 2 Atmosphären tritt eine Verlangsamung der Keimung ein, zwischen 7 und 10 wird die Grenze erreicht; für Mimosen liegt dieselbe bei 6 Atmosphären.

Ueber den Verlauf des Wachsthums im luftverdünnten Raume ist aus diesen Versuchen nicht viel zu sehen. Die Grenze des Keimens ist genau bestimmt, wenn auch anzunehmen ist, dass die Grenze in Folge der Wasserdampftension, die nicht in Rechnung gebracht zu sein scheint, tiefer liegt.

Die Angaben über das Verhalten der Mimosa pudica stehen ein wenig in Widerspruch mit den von Kabsch [2]) mitgetheilten. Nach ihm findet noch

1) La pression barométrique. 1878. p. 845—866. Comptes rendus. 1873. T. 76. p. 443 u. 1276. 1873. T. 77. p. 533. 1875. T. 80. p. 1579. Ann. d. Chim. et Phys. V. Série. T. VII. p. 145. 1876.

2) l. c.

bei einem Druck von 15 mm Bewegung der Blätter statt; diese werden unempfindlich, wenn die Evakuirung bis auf 2 oder 3 mm geht.

Obgleich Bert ziemlich scharf den Grad der Verdünnung, bei welcher noch Keimung stattfindet, nachgewiesen hat, so folgt daraus doch noch nicht, dass das Wachsthum der schon im Wachsen begriffenen Pflanzen bei demselben Punkte aufhört wie die Keimung. Es scheint das in der That nicht zuzutreffen, denn ein mit Rapssamen u. s. w. angestellter Versuch ließ in 16 Tagen bei einem Druck von 3 mm keine Spur von Keimung sehen, während Keimpflanzen bei diesem Druck noch wachsen. Als die Samen nach Verlauf dieser Zeit herausgenommen wurden, keimte ein Theil derselben in der atmosphärischen Luft. Hieraus scheint eine Differenz in den beiden Processen hervorzugehen, doch wurde dieselbe als vom Thema abliegend nicht weiter verfolgt.

In Folge des Nachweises, dass die Partiärpressung des Sauerstoffes, nicht der Luftdruck als solcher, für die Pflanze von Bedeutung ist, lässt sich die Frage nach der Wichtigkeit desselben für das Wachsthum folgendermaßen formuliren: Welche Verminderung des Sauerstoffgehaltes der atmosphärischen Luft ist nöthig, um das Wachsthum der Pflanzen zum Stillstande zu bringen? Hieran schließt sich von selbst die Frage: Wie weit muss der Sauerstoffgehalt der umgebenden Luft sinken, um das Wachsthum zu verlangsamen?

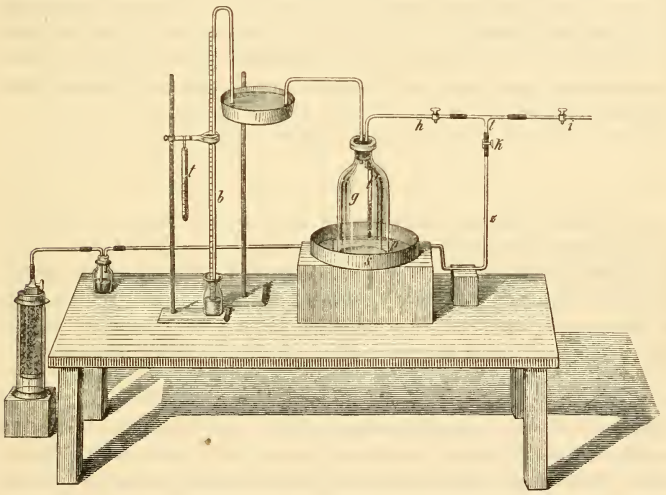
Durch die Fragestellung selbst ist bereits die Methode gegeben. Es muss ein Apparat konstruirt werden, in dem leicht und bequem der Sauerstoffgehalt vermindert werden kann, und der gestattet, die Pflanzen, welche er enthält, zu beobachten und zu messen. Es wurde das in meinen Versuchen in folgender Weise erreicht.

Eine durch eine Glasplatte einerseits und durch einen doppelt durchbohrten Gummistopfen andererseits verschlossene Glasglocke g steht durch ein Glasrohr mit einem Gefäßbarometer b in Verbindung. Durch die andere Öffnung des Stopfens führt das Rohr eines Glashahnes h. Dieser ist durch ein T-Rohr t mit einem zweiten, die Zuleitung zur Wasserluftpumpe abschließenden Glashahn i verbunden. An dem vertikalen Stück des T-Rohrs befindet sich das Zuleitungsrohr z des Wasserstoffentwicklungsapparates, das durch einen Quetschhahn am Kautschukrohr k abgeschlossen werden kann. An der Barometerröhre b ist eine Papierskala, nach dem Metersystem eingetheilt, angebracht, um die Niveaudifferenzen des Quecksilbers ablesen zu können. In halber Höhe hängt ein Thermometer t, ein zweites t' befindet sich in der Glocke, durch einen in dem winklig gebogenen Glasrohr befindlichen Messingdraht gehalten.

Um den Apparat möglichst luftdicht zu machen, werden sämmtliche Verschlüsse mit Ausnahme des Glashahnes in Wasser gelegt. Die mittelst Fett auf die fein abgeschliffene Glasplatte p aufgesetzte Glocke steht in einer Wasser enthaltenden thönernen Schale s. Eine kleinere Schale be-

herbergt das die Glocke mit dem Barometer verbindende Kautschukstück. Um den Hals der Glocke ist ein ausgehöhlter, mit Paraffin getränkter Kork derartig befestigt, dass man eine ziemliche Wasserschicht in denselben gießen kann. Mit dem so hergerichteten Apparate gelang es leicht, selbst bei vollständiger Evakuation, während mehrerer Tage einen vollkommen luftdichten Schluss zu erhalten. Es sei noch bemerkt, dass die Glocke der abgeschliffenen Glasplatte mittelst einer Mischung von 5 Th. Schweinefett und 1 Th. Wachs, bei höherer Temperatur mittelst einer wachsreicheren Mischung aufgesetzt wurde.

Grüne Pflanzen wurden, um die Produktion von Sauerstoff zu verhüten, im Dunkeln gehalten und wurde der Zutritt des Lichtes zur Glocke



in folgender Weise verhütet. Über die Thonschüssel wird ein mit schwarzem Papier beklebtes Brett gelegt, welches durch einen entsprechenden Ausschnitt den oberen Theil der tubulirten Glasglocke (*g*) hindurchlässt. Auf das Brett wird dann ein aus zwei Theilen bestehender, schwarz ausgeklebter Pappkasten gestellt und von 2 Seiten, wie eine Schachtel, über die Glocke geschoben. In allen Fällen befand sich in der Glocke ein Gefäß mit Kalilauge, um eine Anhäufung von Kohlensäure zu vermeiden.

Als Wasserstoffentwicklungsapparat wurde ein Selbstentwicklungsapparat nach dem Muster des Döbereiner'schen Feuerzeuges angewendet. In einer mit Kaliumpermanganat gefüllten Flasche wurde der Wasserstoff gewaschen, bevor man ihn in den Apparat einströmen ließ. Indem man

den äußeren Glashahn *i* verschloss und den Quetschhahn *k* öffnete, konnte man bequem und ohne Furcht vor eindringender Luft den Apparat mit Wasserstoff füllen.

Es wurde zu gleicher Zeit mit drei solchen Apparaten gearbeitet, die so aufgestellt waren, dass man durch Einschalten von Glasröhren zwischen den Hahn des betreffenden Apparates und das T-Rohr mit Bequemlichkeit und nach Belieben alle Apparate auspumpen und mit Wasserstoff füllen konnte. Sollten die Apparate mit Sauerstoff gefüllt werden, so wurde an Stelle des Wasserstoffentwicklungsapparates ein mit Sauerstoff gefüllter Gasometer eingeschaltet.

Da aus den Bert'schen Versuchen vorauszusehen war, dass eine weitgehende Evakuirung nöthig sein würde, musste für ein beträchtliches Gasvolumen in den Apparaten gesorgt werden, damit nicht sehr bald durch Sauerstoffkonsum Mangel an diesem Gase verursacht und so ein Stillstand des Wachsthums aus Sauerstoffmangel herbeigeführt werden konnte. Die Glocken hatten nach Abzug des Volumens der in ihnen aufgehängten Thermometer einen Inhalt von:

1631 ccm
1710 -
1420 -

Diese Volumina sind selbstverständlich noch um die Volumina der die zu beobachtenden Pflanzen beherbergenden Behälter zu vermindern; immerhin bleibt aber noch ein beträchtliches Quantum Luft übrig, wenn der Apparat sehr weit ausgepumpt wird. Sein faktisches Volumen an Luft betrage im Durchschnitt 1600 ccm, der durchschnittliche Barometerstand für Tübingen 740 mm. Dann beträgt das Luftvolumen bei 3 mm Druck

$$\frac{1600 \cdot 3}{740} = 6{,}08 \text{ ccm},$$

in denen 1,27 ccm Sauerstoff enthalten sind, eine Quantität, welche für mehrere unter der Glocke befindliche Pflanzen schon für einige Zeit ausreicht. Es genügte, die Versuche auf kürzere Zeiten auszudehnen, da nur der Grad der Verdünnung bestimmt werden sollte, bei welchem das Wachsthum nach kürzerer Zeit aufhört. Käme es darauf an, den Verlauf desselben bei einem minimalen Sauerstoffgehalt zu verfolgen, so müssten die Versuche derartig angestellt werden, dass dieser Sauerstoffgehalt stets der gleiche bliebe. Da diese Bestimmung nicht beabsichtigt wurde, so brauchte auch auf die vollkommene Konstanz der Sauerstoffmenge kein Gewicht gelegt zu werden.

Mit der Arzberger'schen Wasserluftpumpe vermochte ich, wenn alle Verbindungen luftdicht schlossen, bis 3 mm auszupumpen. Sollte diese Verdünnung noch weiter getrieben werden, so wurde nach dem Evakuiren der Apparat mit Wasserstoff gefüllt und nach einiger Zeit wieder bis auf 3 mm ausgepumpt. Wenn z. B. das Luftvolumen 1600 ccm und der Baro-

meterstand 740 mm betrüge, würden die nach der Evakuation auf 3 mm restirenden 6,08 ccm Luft durch Zuströmen des Wasserstoffs auf 1600 ccm verdünnt und nach nochmaliger Evakuation auf 3 mm im Apparat annähernd enthalten sein $\frac{6,08 \cdot 6,08}{1600} = 0,0231$ ccm atmosphärische Luft, mit 0,0048 ccm Sauerstoff. Diese äußerst geringe Menge kann dann durch Wiederholung obiger Operation so weit verringert werden, dass, den Wasserstoff als rein vorausgesetzt, in der Glocke fast gar kein Sauerstoff mehr vorhanden ist.

Da die Grenze genau festgestellt werden sollte, bei der die Pflanzen zu wachsen aufhören, so genügten direkte Messungen mit dem Maßstab nicht immer. Auch war es wünschenswerth, die Pflanzen unter den Bedingungen zu messen, unter denen sie wuchsen, also während ihres Aufenthaltes im Apparat, besonders deshalb, weil während der Zusammenstellung und Evakuation dieses ja immerhin ein kleinerer Zuwachs möglich gewesen wäre.

Sollten sehr große Strecken gemessen werden, und kam es nicht auf allzu große Genauigkeit an, so wurde vor die betreffende Pflanze unter der Glasglocke ein Glasmaßstab gestellt. Unter Zuhülfenahme einer Fernrohrablesung war auf diese Weise selbst ein Zuwachs von $^1/_{10}$ mm noch zu schätzen.

Die genauesten Messungen wurden mit einem horizontal gelegten Mikroskop mit großem Gesichtsfeld angestellt, das bei 20facher Vergrößerung einen Fokalabstand von 80 mm besaß. (Mittlerweile abgebildet in Pfeffer, Pflanzenphysiol. Bd. II. p. 85. Fig. 8.)

Der horizontale Tubus des Instrumentes ist in einer Hülse mittelst einer Schraube in der Richtung seiner Längsaxe beweglich. Diese Hülse ist an einem vertikalen Messingcylinder befestigt, welcher mittelst einer Schraube in einem Dreifuß vertikal verschiebbar ist. Er ruht seinerseits wieder auf 3 Schrauben, so dass man den ganzen Apparat genau vertikal und horizontal einstellen kann; zur Kontrole ist auf dem horizontalen Tubus eine Wasserwage befestigt. An der Ansatzstelle der Messinghülse befindet sich an dem vertikalen Cylinder eine Mikrometerschraube, welche geringe Verschiebungen in vertikaler Richtung gestattet. Im Okular ist ein in 120 Theile getheiltes Mikrometer angebracht; jeder Theilstrich hat bei 20facher Vergrößerung den Werth von 0,07 mm. Der Werth einer Schraubenumdrehung beträgt 0,792 mm. Es ist möglich, bis auf Hundertstel einer Umdrehung abzulesen. Die Schraube gestattet, Strecken bis zu 3 cm, das Mikrometer Strecken bis zu 8 mm zu messen. Beide Messungsweisen sind von mehr als genügender Genauigkeit. Vorwiegend wurde jedoch das Okularmikrometer benutzt, da die Genauigkeit so groß ist, dass es genügt, Strecken von 5 bis 7 mm aus der wachsenden Zone zu messen, um über auch nur geringe Zuwachse Gewissheit zu bekommen.

Neben dem Vortheil größerer Genauigkeit hat diese Methode auch den Vorzug gegenüber der mit dem Maßstab und dem Fernrohr, dass man zu gleicher Zeit bequemer mehrere Pflanzen messen und dadurch dem Resultat eine größere Sicherheit geben kann.

Um die Pflanzen genügend mit Wasser zu versorgen, wurden sie entweder in wenig Wasser gestellt oder in Thoncylinder mit Sägespänen gepflanzt. Die letztere Methode ist namentlich empfehlenswerth und wurde am meisten angewendet.

Es ist nämlich von einiger Bedeutung, den Pflanzen reichlich Wasser zur Verfügung zu stellen, da während der Evakuation reichlichere Wasserdampfbildung stattfindet und z. B. ein Welken an den in Luft befindlichen Pflanzen ziemlich leicht bemerklich wird, ein solches, das Wachsthum beeinflussende Welken aber natürlich verhindert werden muss.

Wendet man aber viel Wasser an, so bedingt der in diesem enthaltene Sauerstoff einen Fehler, den man nicht so leicht in Rechnung bringen kann. Andererseits induciren die Sägespäne auch einen nicht unerheblichen Fehler, da sie Luft absorbiren, welche durch Evakuiren nicht gänzlich zu entfernen ist. Auch die zum Versuche benutzten Pflanzen machen das Resultat fehlerhaft, indem sie in ihren Geweben Sauerstoff festhalten, der durch Auspumpen kaum gänzlich ausgetrieben werden kann.

Handelt es sich nicht um allzu bedeutende Verdünnungen, so können diese Fehler vernachlässigt werden. Bei sehr weitgehender Evakuirung hingegen müssen dieselben von erheblichem Einfluss sein. Um sie auf ein Minimum zu beschränken, ward der Apparat nach dem Auspumpen mit Wasserstoff gefüllt und mit demselben einige Stunden stehen gelassen, damit der Sauerstoff gegen den umgebenden Wasserstoff aus den Geweben und Sägespänen hinausdiffundire. Genügte die auf diesem Wege erhaltene Verdünnung nach dem zweiten Auspumpen nicht, so wurde das Manöver entsprechend mehrfach wiederholt.

Da jedoch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen war, dass der Wasserstoff nicht vollständig luftfrei sei, so musste er auf einen etwaigen Sauerstoffgehalt geprüft werden. In ein mit Quecksilber gefülltes und umgekehrt in eine Quecksilberwanne gestelltes Reagenzrohr ließ man Wasserstoff steigen und brachte dann in denselben ein Stück Phosphor. Weder waren eine Lichterscheinung noch weiße Dämpfe wahrzunehmen; somit war der Nachweis geliefert, dass der Wasserstoff keine merklichen Mengen von Sauerstoff enthielt.

Da der Druck ohne Einfluss auf das Wachsthum ist, es nur auf die vorhandene Sauerstoffmenge ankommt, so muss diese für jede Messung bestimmt werden. Zu diesem Ende müsste eigentlich jedes Volumen auf das bei 0° und 1000 mm Barometerdruck reducirt werden. Da es sich bei der Bestimmung der Grenze um außerordentlich geringe Mengen handelt und die Versuche in Bezug auf diese kleinen Zahlen bei annähernd gleichem

Druck und gleicher Temperatur angestellt wurden, so wäre die Korrektur der Volumina völlig überflüssig; deshalb wurde auch von derselben Abstand genommen. Natürlich kommen auch die Fehler wie Ausdehnung der Papierskala, des Barometerrohres und des Quecksilbers nicht in Betracht, da sie zum Theil zu klein sind, zum Theil sich aber gegenseitig aufheben. Die Berechnung des Luftvolumens geschah also nach der einfachen Formel: $v_1 = \frac{v \cdot b_1}{b}$. Durch Multiplikation dieses Werthes mit $\frac{20{,}93}{100}$ [1] erhält man die in diesem Volumen enthaltene Quantität Sauerstoff. Die schließliche Formel für die Quantität des Sauerstoffes lautet also:

$$V_o = \frac{v \cdot b_1}{b} \cdot \frac{20{,}93}{100}.$$

V_o = Sauerstoffvolumen bei b_1 Druck.

$v = V_1 - h_1\ q$ (q = Querschnitt des Barometerrohres).

V_1 = Rauminhalt des Apparates (inkl. Gefäßbarometers) vermindert um das Volumen des in der Glocke aufgehängten Thermometers, der Kaliflasche und der mit den Sägespänen gefüllten Thoncylinder.

h_1 = Stand des Quecksilbers, auf der Skala des Gefäßbarometers abgelesen.

b = Barometerstand der atmosphärischen Luft.

$b_1 = b - h - Wt$.

h = Niveaudifferenz des Quecksilbers im Gefäßbarometer.

Wt = Wasserdampftension bei t° C.

Die zur Beantwortung der Frage, bei welcher Verdünnung der Luft noch Wachsthum stattfindet, unternommenen Versuche wurden mit Keimpflanzen von Helianthus annuus, Vicia Faba, Lupinus luteus, Brassica napus, Cucurbita pepo, deren Stengel eine Länge von 30 bis 50 mm hatten, ferner mit Bellis perennis und Ricinus communis, schließlich mit den Pilzen Coprinus lagopus, Mucor mucedo und Phycomyces nitens angestellt. Bei den phanerogamischen Pflanzen bezogen sich die Beobachtungen hauptsächlich auf das Wachsthum der Stengel, doch wurde auch die Grenze für das Wachsthum der Wurzeln einiger Pflanzen bestimmt. Die Thatsache, dass sich stärke- und ölhaltige Samen in Bezug auf den Verbrauch des Sauerstoffes verschieden verhalten, führte zur Wahl der vorstehend aufgeführten Keimpflanzen.

Wie bereits erwähnt, vermögen noch außerordentlich geringe Mengen Sauerstoff das Wachsthum zu unterhalten, Mengen, die so gering sind, dass trotz der gegentheiligen Untersuchungen die Möglichkeit nicht ausgeschlossen zu sein schien, dass die Pflanzen ohne Sauerstoff wachsen können. Man könnte sich ja denken, dass die in der Pflanze durch intramolekulare Athmung hervorgerufenen Umlagerungen genügen, das Wachsthum, wenn auch nur ganz kurze Zeit, zu unterhalten. Diese Spur von Wachs-

1) Richter, Lehrb. d. anorg. Chemie. 1881. p. 128.

thum konnte ja von früheren Beobachtern aus Mangel an einer genügend feinen Messungsmethode übersehen sein.

Zur Beantwortung dieser neuen Frage wurde folgender einfache Apparat in Anwendung gebracht. In eine dampfgesättigte Röhre von 16 mm Durchmesser und 60 ccm Inhalt wurden eine oder mehrere mit Marken versehene Pflanzen gebracht. Darauf ward die Röhre mit einem doppelt durchbohrten Gummistopfen verschlossen, durch den ein langes und ein kurzes Glasrohr geführt waren. Durch das erstere stand der Apparat mit dem Wasserstoffentwicklungsapparat, durch das zweite mit der Wasserluftpumpe in Verbindung. Der Apparat ward so in ein Gefäß mit Quecksilber gestellt, dass die Verschlüsse untergetaucht waren, um jedes Eintreten von atmosphärischer Luft zu verhindern. Alsdann ward zu gleicher Zeit ausgepumpt und Wasserstoff eingeleitet und zwar so lange, bis man annehmen konnte, dass alle Luft ausgetrieben sei. Die Verbindungsröhren zwischen dem Wasserstoffapparat und der Pumpe wurden unter Quecksilber herausgenommen und durch Glasstäbe ersetzt, so dass dasselbe nicht in die Röhre eindringen konnte. Während des ganzen Versuches, auch bereits während des Auspumpens, wurden die Pflanzen im Dunkeln gehalten. Die Messung wurde mit dem horizontal gelegten Mikroskop ausgeführt.

Es ergaben die mit neun Helianthuspflanzen angestellten Versuche, dass bei gänzlichem Ausschluss des Sauerstoffes kein Wachsthum stattfindet, und zwar hört dieses sofort auf, sobald der Sauerstoff abgesperrt ist. Das Wachsthum beginnt sogleich wieder, wenn die Pflanzen in atmosphärische Luft kommen, vorausgesetzt, dass sie nicht zu lange ohne Sauerstoff zugebracht haben. Führt man jedoch eine von den oben erwähnten Fehlerquellen ein, indem man Sägespäne oder Wasser in die Röhre bringt, und somit etwas Sauerstoff bietet, so lässt sich ein freilich unbedeutender Zuwachs konstatiren. Gleiche Resultate ergaben auch die Versuche mit Saubohne und Kürbis.

Der Aufenthalt in einem sauerstofffreien Medium muss schließlich immer einen merklichen Nachtheil für die Pflanzen herbeiführen. Helianthus allerdings konnte sich 24 Stunden in dieser Lage befinden, ohne Schaden zu nehmen, wuchs im Gegentheil, nach dieser Zeit an die atmosphärische Luft gebracht, lebhaft. Vicia Faba hingegen hatte nach 22 Stunden bereits so gelitten, dass die Pflanzen sich beim folgenden Aufenthalt in der atmosphärischen Luft schwärzten. Die Kürbispflanzen verhielten sich eigenthümlich. Den ersten Tag ihres Aufenthaltes in der Luft waren sie scheinbar gesund, am zweiten waren sie verdorben.

Es ist anzunehmen, dass auf diese Ursache, auf den schließlichen Mangel an Sauerstoff, die Erscheinung zurückzuführen ist, dass manche Pflanzen bei der Beobachtung im luftverdünnten Raum zu Grunde gehen. Auch erklärt sich als pathologisches Phänomen vielleicht der Umstand, dass

bei Messungen vielfach Verkürzungen anstatt Verlängerungen der wachsenden Theile bei ungeändertem Wasserdampfgehalt des Apparates statthaben.

War diese Ansicht von der Todesursache der Pflanzen die nächstliegende, so war es andererseits nicht unmöglich, dass der Tod durch den plötzlichen Übergang von geringer zu höherer Partiärpressung des Sauerstoffs herrühre. Diese Frage musste also geprüft werden. Nach dem letzten, dem vierten Auspumpen blieb zu dem Ende der Apparat mit Wasserstoff gefüllt. Als nun die Helianthuspflanzen nicht mehr wuchsen, öffnete man den Glashahn (*i* in der Figur), so dass die Luft hineindiffundiren konnte. Trotz der nun sehr langsamen Sauerstoffzufuhr konnte nach 12 und nach 24 Stunden kein Wachsthum durch Messung konstatirt werden und, aus dem Apparat herausgenommen, gingen die Pflanzen bis auf eine bald zu Grunde. Aus diesem Versuche geht hervor, dass nicht der plötzliche Übergang aus verdünnter Luft in atmosphärische Luft den Tod herbeiführt.

Da namentlich die Lupinen bei den Versuchen sehr leicht zu Grunde gingen, so mussten alle etwaigen Ursachen, welche Schaden herbeiführen konnten, geprüft werden. Konnte nicht etwa das Auspumpen des Apparates nachtheilig wirken? Es wurden also Lupinen in denselben gebracht, ausgepumpt, darauf wurde Wasserstoff eingeleitet und wieder ausgepumpt. Jetzt wurden die Pflanzen gemessen, darauf ließ man atmosphärische Luft einströmen. Der Zuwachs der benutzten vier Pflanzen betrug in den folgenden 5 Stunden

0,70 1,19 0,91 0,56 mm,

und hiernach ist ein Einfluss auf das Wohlbefinden der Pflanzen durch Auspumpen nicht bemerkbar.

Eine andere Todesursache könnte vielleicht in dem Umsetzen der Pflanzen in die Thonzellen gesucht werden. Diese Befürchtung erwies sich jedoch als grundlos, da die Pflanzen nach dem Umsetzen in der atmosphärischen Luft sehr schön wuchsen. Der größeren Sicherheit wegen wurden alle Pflanzen 24 Stunden vor Beginn des Versuches umgesetzt, so dass man sich von ihrer Wachsthumsfähigkeit überzeugen konnte.

Da weder der schroffe Übergang aus verdünnter in atmosphärische Luft, noch das Auspumpen des Apparates, noch das Umsetzen der Pflanzen schädlich auf diese einwirkt, so können die Todeserscheinungen derselben nur auf Mangel an Sauerstoff zurückgeführt werden.

Für die Grenze des Sauerstoffgehaltes der Luft, bei dem die Pflanzen noch zu wachsen vermögen, ergiebt sich Folgendes:

A. Phanerogamische Gewächse.

a. Keimpflanzen.

1. Helianthus annuus.

(Hierzu Tabelle I.)

Bei einmaligem Auspumpen, also bei einem Druck von 3 mm wachsen die Pflanzen relativ bedeutend. Deshalb wurde es nöthig, nach dem Auspumpen Wasserstoff einzuleiten und diesen Vorgang mehrfach zu wiederholen. Ein einziges Mal zeigte sich, dass die Pflanzen nach dreimaligem Wasserstoffeinleiten und Evakuiren ihr Wachsthum einstellten. Aus anderen Versuchen hingegen ergab sich, dass sie selbst noch nach fünfmaligem Auspumpen und viermaligem Wasserstoffeinleiten wuchsen, freilich wenig, doch genügend, um sogar mehrere Tage lang messbare Zuwachse zu zeigen. In einem Versuch waren sämmtliche Gewächse bei Öffnung des Apparates todt.

Individuelle Verschiedenheiten machen sich, wie zu erwarten war, äußerst fühlbar. So sind in dem Versuch 4 Tabelle I von 4 Pflanzen 2 verhältnissmäßig bedeutend gewachsen, während die beiden anderen durchaus nicht an Größe zugenommen haben. Im Versuch 7 ist von sechs Pflanzen eine nicht gewachsen bei zweimaligem Auspumpen und einmaligem Wasserstoffeinleiten oder einem Sauerstoffgehalt von 0,00464 ccm. Dieser individuellen Differenzen wegen liegt die Grenze zwischen zwei- und fünfmaligem Auspumpen, nach welchem in dem ganzen Apparate 0,00464 und 0,000000000304 ccm aus der Luft stammender Sauerstoff sein würde, der sich also auf ein Volum von 1400 bis 1700 ccm vertheilt. Da diese Mengen so gering sind, dass sie ohne Fehler gleich Null gesetzt werden können, so muss das Wachsen durch geringe Mengen Sauerstoff veranlasst sein, die allmählich aus den Sägespänen und dem diese durchdringenden Wasser in den Luftraum abgingen, und es hat nichts Überraschendes, dass den Sägespänen selbst durch mehrmaliges Evakuiren der augenscheinlich absorbirte Sauerstoff nicht ganz entzogen werden konnte. Auch wurden jedenfalls verschwindend geringe Mengen Sauerstoff mit dem Wasser in den Apparat geführt. Die so disponible Menge Sauerstoff ist jedenfalls wechselnd und unberechenbar. Immerhin kann so viel mit Bestimmtheit gesagt werden, dass die Helianthuspflanzen noch mit verschwindend kleinen Mengen Sauerstoff etwas Wachsthum zu unterhalten vermögen. Dass bei gänzlichem Ausschluss von Sauerstoff kein Wachsthum stattfindet, wurde vorhin durch Experimente erwiesen, in denen der Apparat ein geringes Volumen fasst und deshalb die in demselben restirende Gesammtmenge von Sauerstoff leichter auf ein bedeutungsloses Minimum gebracht werden konnte.

2. Vicia Faba.

(Hierzu Tabelle II.)

Vicia Faba verhält sich Helianthus sehr ähnlich. Auch hier liegt die Grenze äußerst tief, zwischen drei- und fünfmaligem, nach Zuleitung von Wasserstoff wiederholtem Auspumpen, also zwischen einem Sauerstoffgehalt von 0,00001998 und 0,000000000298 ccm. Erst bei minimalem Sauerstoffgehalt trat gänzlicher Stillstand im Wachsthum ein, doch sind auch schon die Zuwachse bei dreimaligem Auspumpen so gering, dass bei dieser Verdünnung größere Versuchsreihen sicherlich schon zuweilen einzelne nicht wachsende Pflanzen ergeben haben würden. Offenbar ist auch hier das geringe Wachsthum durch den aus den Sägespänen und dem diese durchdringenden Wasser stammenden Sauerstoff bedingt.

Das Ergebniss der mit Wurzeln angestellten Versuche ist analog dem der mit Stengeln unternommenen.

3. Lupinus luteus.

(Hierzu Tabelle IV.)

Lupinen haben zum Wachsen etwas mehr Sauerstoff nöthig als Helianthus und Vicia Faba. Bereits bei einmaligem Auspumpen konnte an einzelnen Individuen fast ein Aufhören des Wachsens wahrgenommen werden (Versuch 4 und 5). Allerdings lässt sich auch noch bei dreimaligem Auspumpen an anderen Exemplaren Wachsthum konstatiren, so dass sich auch hier nicht unerhebliche individuelle Verschiedenheiten geltend machen. Selbst wenn sich noch in einzelnen Fällen bei weitergehender Verdünnung eine Verlängerung der Stengel nachweisen ließe, so hätte doch die Kenntniss dieser Thatsache nur wenig Werth. Nicht mit Unrecht kann man deshalb die Grenze als zwischen ein- und dreimaligem Auspumpen liegend betrachten. Dies würde einem Sauerstoffgehalt in dem Apparate von 1,32 resp. 0,00001865 ccm entsprechen.

4. Brassica napus.

(Hierzu Tabelle III.)

Sämmtliche zu den Versuchen benutzte Pflanzen kamen etiolirt in Anwendung und wurden während des Versuchs, wie in Experimenten mit anderen Pflanzen, dunkel gehalten.

Die Versuche ergaben meistens, dass die Pflanzen bei einmaligem Auspumpen oder bei einem Sauerstoffgehalt von 1,26 ccm nicht mehr wachsen, sich vielmehr verkürzen. Nach der Entfernung aus dem Apparat gingen sie dann regelmäßig zu Grunde. In dem Versuch 2 sind bei diesem Sauerstoffgehalt in $13^1/_2$ Stunde von vier Pflanzen drei gewachsen, zwei nur äußerst wenig, eine etwas mehr. Als die Pflanzen nach der ersten Messung in die atmosphärische Luft gebracht wurden, wuchsen sie alle.

Es liegt die Grenze, wie aus dem Vergleich der Versuche 1, 2 und 3 hervorgeht, zwischen einem Druck von 3 und 18 mm oder einem Sauerstoffgehalt in dem Apparate von 1,23 und 7,37 ccm. In dem Versuch 3 war nach 21 Stunden eine Pflanze todt, während die anderen verhältnissmäßig bedeutend gewachsen waren; nach weiteren 25 Stunden war wieder eine todt, die anderen waren so gut wie gar nicht gewachsen. Für Raps hört also, gegenüber den zuvor genannten Pflanzen, das Wachsthum bei relativ höherem Partiärdruck des Sauerstoffs auf.

5. Cucurbita pepo.

Bei Kürbis findet noch bei einem Druck von 3 mm oder einem Sauerstoffgehalt von 1,07 ccm Wachsthum statt, wie die folgenden Zahlen zeigen, in denen in der Vertikalreihe die gemessene Länge und daneben durch fetten Druck ausgezeichnet die Zuwachse, beide in mm, mitgetheilt sind.

I		II		III	
7,56	— mm	5,95	— mm	5,11	— mm
7,70	**0,14** -	6,09	**0,14** -	5,11	— -
7,70	— -	6,16	**0,07** -	5,25	**0,14** -

Die erste Messung geschah nach 21, die zweite nach 24 Stunden. Es hat keine besondere Bedeutung, zu verfolgen, ob die Pflanzen bei stärkerer Verdünnung noch wachsen, vielmehr genügt es festzustellen, dass die Menge von 1,07 ccm Sauerstoff ausreicht, das Wachsthum zu unterhalten.

Auch wurde bei dieser Pflanze, als einer Pflanze mit ölhaltigem Samen, die Wachsthumsgrenze für Wurzeln bestimmt. Es bestätigte sich auch hier die Vermuthung, dass sich Stengel und Wurzeln wesentlich gleich verhalten. Bei einmaligem Auspumpen fand theilweiser, bei zweimaligem Auspumpen vollständiger Stillstand des Wachsens statt.

b. Anderweitige Phanerogamen.

Um das an den Keimpflanzen gewonnene Resultat, dass die Pflanzen zur Unterhaltung des Wachsthums nur sehr geringer Mengen Sauerstoffs bedürfen, an anderen als Keimpflanzen zu bestätigen, wurden ein Versuch mit einer Ricinuspflanze und zwei Versuche mit Bellis perennis, und zwar bei einem Druck von 3 mm oder einem ungefähren Sauerstoffgehalt von 1 ccm angestellt.

Von den drei Internodien des Ricinuspflänzchens, das sich in einem Topf mit Erde befand, wurde das zweite und dritte gemessen, jenes mit der Schraube, dieses mit dem Okularmikrometer des Mikroskopes. Das dritte Internodium ist gar nicht gewachsen, das zweite einige Zeit. Dieses hatte eine ursprüngliche Länge von 16 mm, in 41 Stunden erreichte es eine solche von 17 mm. Als man die Pflanzen noch 48 Stunden in dem Apparat ließ, verkürzte es sich allmählich um $1^1/_2$ mm; zugleich nahmen

die Blätter eine fahle Färbung an. Nach Verlauf dieser 48 Stunden wurde Wasserstoff in den Apparat geleitet und darauf dessen Hahn geöffnet, um das Gas gegen die atmosphärische Luft langsam diffundiren zu lassen. Nach 24 Stunden hatte das Internodium seine ursprüngliche Länge wieder erreicht. Aus dem Apparat herausgenommen, ging die Pflanze langsam zu Grunde.

Von den beiden mit Bellis perennis angestellten Versuchen ist der eine nicht brauchbar, da die zu messenden Strecken sich bedeutend gekrümmt hatten.

Beim zweiten Versuche ward der Apparat vollständig ausgepumpt, so dass noch ein Druck von 3 mm vorhanden war; darauf ward er mit Wasserstoff gefüllt. Die Messung geschah mit dem Okularmikrometer. Die ursprüngliche Länge der Zone betrug 5,18 mm, in 24 Stunden vermehrte sich diese um 0,63 mm, also um 12,16 %. Dann verkürzte sich aber die Strecke wieder. Bei der Öffnung des Hahnes, um Luft diffundiren zu lassen, nahm sie um $^7/_{100}$ mm wieder zu.

Wenn auch in der die Pflanzen tragenden Erde eine nicht zu unterschätzende Fehlerquelle gegeben ist, so darf sie doch auch nicht für zu groß angenommen werden, da die Blumentöpfe nicht besonders groß waren. Wie groß auch immerhin dieser Fehler sein mag, so würde das Resultat auf jeden Fall von dem Bert'schen weit abweichen; denn nach ihm soll Mimosa pudica schon bei 25 ccm nicht mehr wachsen.

B. Kryptogamische Pflanzen.

Pilze.

Für Pilze wurde die Grenze an Coprinus lagopus, Mucor mucedo und Phycomyces nitens bestimmt.

1. Coprinus lagopus.

(Hierzu Tabelle VI.)

Coprinus ließ man auf Pferdemist in Uhrschälchen unter einer Glasglocke am Lichte wachsen. Als er eine geringe Höhe erreicht hatte, ward das Uhrglas auf ein Messing- oder Korkgestell gebracht, damit man im Stande wäre, über den Rand der Schale, in welcher die Glocke des Apparates stand, hinweg die Pilze zu beobachten; unter dem Gestell befand sich ein Gefäß mit Kalilauge.

Das Resultat der Messungen war: Bei einem Druck von 3 bis 10 mm oder einem Sauerstoffgehalt von 1,17 bis 4,27 ccm im Apparate findet gar kein oder sehr geringes Wachsthum statt; hier ist daher für Coprinus die Grenze zu suchen. Selbst bei 20 mm Druck oder 7,94 ccm Sauerstoff

findet, wie der Versuch 5 in der Tabelle VI zeigt, kein bedeutendes Wachsthum statt.

2. Mucor mucedo.

Einige Sporen von Mucor mucedo wurden auf mit Zuckerlösung getränktes Brot gebracht, woselbst man sie keimen ließ. Nachdem die Sporangienträger eben erschienen waren, benutzte man die Brotstücke zu dem Versuch, der auf dieselbe Weise wie für Coprinus angestellt wurde. Mit dem Okularmikrometer konnte man einen Pilzfaden einstellen und messen. Bei einem Sauerstoffgehalt im Apparate von 0,1867 ccm findet noch Wachsthum statt, bei einem solchen von 0,0046 ccm steht es still.

3. Phycomyces nitens.

Will man für Phycomyces irgend ein Resultat erreichen, so muss man vollständig reine Kulturen anlegen. Keimt Mucor zwischen diesem Pilz, so hört dessen Wachsthum schon bei verhältnissmäßig hohem Druck auf, während Mucor ganz gut gedeiht. Um reine Kulturen zu erlangen, muss man das Brot und die Zuckerlösung auskochen und die Gefäße mit Salzsäure reinigen. Im Übrigen wurde Phycomyces ebenso behandelt wie Mucor. Als Grenze ergiebt sich ein Sauerstoffgehalt im Apparate von 1,94 bis 2,90 ccm oder ein Luftdruck von 5 bis 7 mm. Bei dem ersteren Druck fand nur ganz geringes Wachsthum statt, so dass ungefähr bei 3 ccm Sauerstoffgehalt die Grenze liegt, ein Resultat, das mit den an anderen Pflanzen gewonnenen Ergebnissen in gutem Einklang steht.

Aus all den mit den verschiedenartigsten Pflanzen angestellten Versuchen geht hervor, dass die Quantität Sauerstoff, welche noch im Stande ist, Wachsthum zu unterhalten, sehr gering ist.

Bei der Stellung, mithin auch bei der Beantwortung der zweiten Frage ging man von der Voraussetzung aus, dass mit dem fallenden Barometerstande eine Verlangsamung statt hat, wenn auch anfangs vielleicht das Wachsthum gleichmäßig verläuft. Da es in diesem Fall wieder auf den Sauerstoffgehalt der Luft, also auf den Grad der Verdünnung ankam, so konnten dieselben Apparate wie bei der Lösung der ersten Aufgabe verwendet werden.

Um zunächst merkliche Unterschiede in dem Zuwachs der Pflanzen zu konstatiren, wurde ziemlich weit evakuirt, gleich um 2 bis 300 mm. Zuerst wurden Versuche mit Vicia Faba angestellt; alle 2 Stunden wurden die Pflanzen mit der Schraube des horizontalen Mikroskopes gemessen. Selbstverständlich blieben sie während der Dauer des Versuches in einem und demselben Apparate und stets im Dunkeln. Es stellte sich nun, wie die beiden folgenden Versuche zeigen werden, zur großen Überraschung

heraus, dass die Pflanzen, statt langsamer, stärker in der verdünnten Luft wuchsen als in der atmosphärischen Luft. Die Zahlen sind zwei Versuchen entnommen, in welchen jede der in der Vertikalreihe aufgeführten Pflanzen abwechselnd in gewöhnlicher und bis ungefähr zu einem Barometerstand von 480 mm verdünnter Luft gehalten wurden. Die verzeichneten Zuwachse traten in zwei Stunden ein, und zwar sind die in verdünnter Luft erhaltenen Zuwachse durch fetten Druck ausgezeichnet.

I	II
0,28 mm	0,15 mm
0,36 -	**0,21** -
0,32 -	0,04 -

Aus diesen und ähnlichen Experimenten war kein strenger Schluss zu ziehen, da die Zu- resp. Abnahme mit dem Steigen und Fallen der Wachsthumskurve zusammenhängen konnte. Deshalb mussten die Versuche auf andere Weise angestellt werden. Man nahm nun 4 Pflanzen und stellte je 2 in einen Apparat. Der eine wurde partiell ausgepumpt, während der andere mit atmosphärischer Luft gefüllt blieb. Alle 12 Stunden wurde gemessen, worauf die Pflanzen gegen einander ausgetauscht und wiederum weiterhin gemessen wurden.

Auch jetzt, als sich der Druck in dem partiell evakuirten Apparate zwischen 100 und 200 mm hielt, wurde ein deutliches Plus in der verdünnten Luft an Zuwachs wahrgenommen, wie aus den folgenden Zahlen zu ersehen ist:

Versuch I.				
Nach 12 Stunden	**6** mm	4,10 mm	**62,64** %	45,26 %
Nach weiteren 12 Stunden	2,18 -	**7,27** -	13,60 -	**56,40** -
Versuch II.				
Nach 12 Stunden	**4,14** mm	2,56 mm	**44,07** %	26,64 %
Nach weiteren 12 Stunden	3,62 -	**5,19** -	26,90 -	**42,60** -

Die Zahlen der beiden ersten Vertikalreihen geben die durchschnittlichen Zuwachse von je 2 Pflanzen, die beiden anderen die für die Länge 100 berechneten. Hier wie in allen späteren Fällen stehen die successiven Zuwachse ein und derselben Pflanzengruppe vertikal unter einander. Die Vergleichung der gleichzeitigen Messungen an den zum Vergleich dienenden Pflanzen muss also in der horizontalen Reihe gesucht werden.

Da nur zwei Messungen angegeben sind, so ist das Resultat nicht unbedingt maßgebend. Die Zunahme einerseits und die Abnahme andererseits konnten auch hier immerhin noch von dem Ansteigen oder Fallen der Wachsthumskurve herrühren. Um Sicherheit zu gewinnen, wurden einmal eine größere Zahl Pflanzen zum Versuche genommen, der so ausgeführt wurde, dass diejenigen Pflanzen, welche z. B. 12 Stunden in normaler Luft sich befunden hatten, während der folgenden 12 Stunden in verdünnte Luft kamen, während die in letzterer in den ersten 12 Stunden gehaltenen

Pflanzen in den nun folgenden 12 Stunden in normale Luft kommen. Indem ein solcher Wechsel einigemal wiederholt wurde, wurde die jedesmalige Steigerung des Wachsens während des Aufenthaltes in verdünnter Luft ein schlagendes Argument für den Einfluss der Luftverdünnung auf das Wachsthum.

Je 6 Pflanzen wurden zur Ausführung obiger vergleichender Versuche in zwei kleine, mit Sägespänen gefüllte Blumentöpfe gesetzt. Beide kamen unter gleiche Glasglocken, befanden sich also unter gleichen äußeren Bedingungen, abgesehen von dem Luftdruck, der jedesmal in einer Glocke in gewünschter Weise durch Evakuation herabgedrückt worden war. Die Pflanzen waren dunkel gehalten, und da hier immer erst nach längerer Zeit eine Messung vorgenommen wurde, konnten die ansehnlicheren Zuwachse direkt mit dem Maßstab bestimmt werden.

Da es hier auf einen Vergleich der vorhandenen Sauerstoffmengen ankommt, welche ziemlich bedeutend sind, so sind sämmtliche Volumina auf das Volumen bei 0° und 1000 mm Barometerstand reducirt. Dies geschah nach der folgenden Formel:

$$v_l = \frac{(v+m)\,(b-h-Wt)}{(t+\alpha t)\cdot 1000}$$

v_1 = Rauminhalt des Apparates (inkl. Gefäßbarometers) vermindert um das Volumen des in der Glocke aufgehängten Thermometers, der Kaliflasche und der mit den Sägespänen gefüllten Thoncylinder bei der Temperatur t^0.

$v = v_1 - h_1 q$ (q = Querschnitt der Barometerröhre).

b = Barometerstand der atmosphärischen Luft.

m = Quecksilbermeniskus.

h = Niveaudifferenz des Quecksilbers im Gefäßbarometer.

h_1 = Stand des Quecksilbers, auf der Skala des Gefäßbarometers abgelesen.

Wt = Wasserdampftension bei t^0.

t = Temperatur.

a = Ausdehnungskoefficient der atmosphärischen Luft.

Nachdem man aus der obigen Formel das Luftvolumen des Apparates gefunden hat, berechnet man aus demselben durch Multiplikation mit $\frac{20{,}93}{100}$ das in diesem Luftquantum enthaltene Sauerstoffvolumen. Es berechnet sich also die in dem Apparat enthaltene Menge Sauerstoffgas bei 0° und einem Druck von 1000 mm nach der Formel:

$$V_o = \frac{(v_1 - qh_1 + m)\,(b-h-Wt)}{(t+\alpha t)\cdot 100\,000}\cdot 20{,}93$$

Das Resultat der namentlich mit Helianthus angestellten Versuche war eine Bestätigung der oben mitgetheilten. So unerwartet dasselbe war, so ließ sich gegen seine Richtigkeit nichts einwenden, denn auch zwei mögliche Fehlerquellen erwiesen sich als unschuldig an der Erscheinung.

Entweder, und das ist die erste Möglichkeit, hat der Luftdruck als solcher, wie verschiedene ältere Forscher vermutheten, einen Einfluss, oder aber die Beschleunigung des Wachsthums ist zweitens eine Folge des Auspumpens. Obgleich die erste Vermuthung bereits von Bert als irrig nachgewiesen ist, wurde dennoch ein entsprechendes Experiment angestellt, da der Gedanke zu nahe liegt, dass der Druck einen Einfluss ausübt. Bei jedem Wachsthum muss der Widerstand der atmosphärischen Luft überwunden werden. Da dies nothwendig Arbeitskräfte der Pflanze beansprucht, so würden diese beim Wachsthum in der Verdünnung nicht voll und ganz zur Verwendung kommen, sie könnten also anderweitig, z. B. zum Wachsthum selbst, verwerthet werden, so dass die Summen der für das Wachsthum und die Überwindung des Luftwiderstandes in der atmosphärischen und der verdünnten Luft nöthigen Kräfte gleich sind. Hieraus würde sich also ein Plus für das Wachsthum in der verdünnten Luft ergeben. Es lehrten aber Versuche, in denen nach entsprechender Evakuation, durch Zuleitung von Wasserstoff, die Pflanzen unter normalen Luftdruck gebracht wurden, die Richtigkeit der Bert'schen Untersuchungen, dass das Wachsthum absolut unabhängig ist von dem Luftdruck.

Die zweite Fehlerquelle ist eventuell darin zu suchen, dass das Auspumpen wie ein Reiz wirkt, durch denselben also das Wachsthum beschleunigt wird. Von vorn herein ist diese Aussicht allerdings sehr gering, da bei der Art und Weise, wie die Versuche angestellt sind, alle Pflanzen, wenn auch nicht zu gleicher Zeit, dem Auspumpen unterworfen sind. Ist das beschleunigte Wachsthum eine Nachwirkung des Auspumpens, eine Reizwirkung, so muss sich dieselbe auch noch geltend machen, wenn die Pflanzen aus der verdünnten Luft entfernt und in die atmosphärische Luft gebracht sind; es könnte sich keine Beschleunigung, nachdem auch die zweite Partie Pflanzen ausgepumpt ist, für diejenigen, welche in der verdünnten Luft wachsen, ergeben. Wollte man diese Erscheinung auf Reizwirkung zurückführen, so könnten die Resultate höchstens dadurch erklärt werden, dass der durch das Auspumpen ertheilte Reiz allmählich an Intensität abnimmt, dann wäre es möglich, dass die in der Verdünnung wachsenden Pflanzen ein beschleunigtes Wachsthum zeigen, nachdem ihnen vor Kurzem ein neuer Reiz ertheilt ist, während sich bei den anderen Pflanzen der früher ertheilte Reiz in geringerem Grade geltend macht. Es war also geboten, definitiv festzustellen, dass das bloße Auspumpen keinen Einfluss auf das Wachsthum der Pflanzen ausübt. Auf doppelte Weise wurde dies festgestellt; einerseits wurde gezeigt, dass das Auspumpen das Wachsthum nicht beeinflusst, andererseits, dass bei Vermeidung desselben, aber bei Verminderung des procentischen Sauerstoffgehaltes der Luft dennoch eine Beschleunigung des Wachsthums statt hat.

Die Prüfung nach der ersten Methode geschah in folgender Weise. Vier Blumentöpfe mit je 6 Pflanzen wurden unter eine Glasglocke gestellt

und wachsen gelassen. Nachdem die Pflanzen mehrmals gemessen worden waren, um eine Vorstellung über den Verlauf des Wachsthums zu erlangen, wurde in zwei Apparate je ein Blumentopf gestellt; der Apparat wurde dann sogleich ausgepumpt, der Blumentopf darauf nach einigen Minuten herausgenommen und wieder unter die Glocke zu den anderen Töpfen gestellt. Nach 24 Stunden wurden die Pflanzen sämmtlich gemessen, worauf man die beiden anderen Töpfe in derselben Weise behandelte. Nach abermals 24 Stunden fand eine neue und letzte Messung statt. Die folgenden Zahlen geben die aus dem Wachsthum von 6 Pflanzen berechnete Zuwachsgröße von 1 Pflanze in 24 Stunden an. Mit fetten Lettern sind hier die Zuwachse derjenigen Pflanzen bezeichnet, welche unmittelbar vorher einer Evakuation unterworfen worden waren. Wie man sieht, wurden nach 36 Stunden die in der zweiten und vierten Vertikalreihe verzeichneten Pflanzen vorübergehend evakuirt, und dann nach 24 Stunden diese Operation mit den in der ersten und dritten Vertikalreihe dargestellten Pflanzen vorgenommen.

	I.		II.	
	1—6	7—12	13—18	19—24
12 St.	3,58 mm	2,88 mm	3,19 mm	2,88 mm
12 -	1,78 -	1,95 -	2,33 -	2,09 -
12 -	2,32 -	1,87 -	2,09 -	1,91 -
24 -	10,5 -	**9,46** -	8,375 -	**7,54** -
24 -	**13,67** -	11,67 -	**11,85** -	11,71 -

Die Differenzen in dem Zuwachs sind gering und derartig, dass von einem Einfluss des Auspumpens keine Rede sein kann, sie erklären sich vielmehr aus den individuellen Verschiedenheiten der Pflanzen.

Für den Nachweis, dass bei Ausschließung des Auspumpens, beim Wachsen in einem Gasgemisch von vermindertem Sauerstoffgehalt eine Beschleunigung stattfindet, wurde ein Apparat und eine korrespondirende Glocke benutzt. Das Zuleitungsrohr (z. Fig. p. 195) zum Wasserstoffentwicklungsapparat wurde in Verbindung gebracht mit einem Gasometer, der ein Gemisch aus Wasserstoff und atmosphärischer Luft von bekannten Verhältnissen enthielt. An das in die Glocke ragende Rohrstück des Glashahnes wurde ein Gummischlauch befestigt, der bis beinahe auf den Boden des Gefäßes reichte. Vom Barometer *b* war das Quecksilber entfernt, so dass das Gas aus dem Gasometer durch den Apparat hindurchströmen und aus dem Barometerrohr entweichen konnte. Längere Zeit leitete man das Gas hindurch, sperrte darauf die Öffnung des Barometerrohres mit Quecksilber und schloss die betreffenden Hähne. Viermal wurden die Pflanzen in dem Gasgemisch gegen die in der atmosphärischen Luft befindlichen ausgetauscht, und regelmäßig ergab sich ein Plus des Zuwachses für die in dem Gasgemisch wachsenden Pflanzen. Die Vergleichung fand zwischen Luft und einem Gasgemisch mit 4 % Sauerstoff statt und ergab als durchschnittlichen Zuwachs von je 6 Helianthuspflanzen bei zwölfstündigen Messungen folgende Zahlen:

Barometerstand	Sauerstoff ccm	Sauerstoff %	mm
162	47	4,64	**10,925**
733	211	20,93	4,25
165	48	4,7	**9,54**
733	211	20,93	4,06

mm	Sauerstoff %	Sauerstoff ccm	Barometerstand
3,375	20,93	211	733
9,92	4,7	51	164
3,58	20,93	211	732
11,75	4,11	44	144

zu deren Verständniss zu bemerken ist, dass jede der beiden mittleren mit mm überschriebenen Vertikalreihen den Zuwachs für eine Pflanze aus je einer Gruppe von 6 Pflanzen angiebt. Die fett gedruckten Zahlen bedeuten den Zuwachs in verdünnter Luft, die anderen den Zuwachs in normaler Luft. Der Sauerstoffgehalt der während der bezüglichen Beobachtungszeit gebotenen Luft ist in Procenten für die erste Vertikalreihe der Zuwachse in der links davon stehenden, für die zweite Zuwachsreihe in der rechts daneben stehenden Vertikalreihe angegeben. An diese Kolumnen schließt sich auf jeder Seite eine Vertikalreihe an, welche die im Apparat vorhandene Sauerstoffmenge in ccm angiebt. Die dem Sauerstoffgehalt des Gasgemisches entsprechende Partiärpressung des Sauerstoffs ist gleich einem Barometerstand von 144—165 mm. Die äußerste Vertikalreihe auf jeder Seite der Tabelle giebt diese Barometerstände an.

So weit es möglich war, wurde eine Vergleichung unter Helianthuspflanzen in zwei gleich großen engen Messröhren angestellt. Auch hier ergab sich eine Beschleunigung für die in der verdünnten Luft wachsenden Pflanzen. Wenn diese Art und Weise auch durchaus nicht den Anspruch auf Genauigkeit machen kann, wie die zuvor mitgetheilten Versuche, so ist doch immerhin zu beachten, dass sich die Pflanzen auch in engen Röhren in derselben Weise verhalten.

Das Ergebniss der positiven wie der negativen Prüfung ist: das beschleunigte Wachsthum im luftverdünnten Raum ist keine Reizwirkung, sondern ist nur abhängig von der Partiärpressung des Sauerstoffes der umgebenden Luft.

Nachdem durch diese Vorversuche zweifellos festgestellt ist, dass das beschleunigte Wachsthum von dem verminderten Sauerstoffgehalt der umgebenden Luft abhängig ist, wird es nöthig, den Verlauf desselben in verdünnter Luft zu verfolgen und den Punkt zu fixiren, wo eine Verlangsamung des Wachsthums zu beobachten ist. Einen derartigen Punkt muss es geben, da bei einem bestimmten Sauerstoffgehalt das Wachsthum ganz aufhört, ein schroffer Übergang undenkbar ist. Andererseits muss es aber auch ein Maximum des Wachsthums geben. Dass dasselbe nicht bei dem normalen Barometerdruck liegt, ist durch die vorhergehenden Versuche erwiesen, die aber nicht entscheiden, bei welchem Sauerstoffgehalt die größte Zuwachsbewegung eintritt, und die Frage offen lassen, ob die vom Sauerstoffgehalt abhängige Wachsthumskurve ein einzelnes oder mehrere Maxima bietet.

Die zur Entscheidung der Hauptfrage vorgenommenen Versuche wurden mit Keimpflanzen, sowohl stärke- als ölhaltigen Samen ausgeführt. Für Helianthus und Vicia Faba wurde, so weit es möglich war, der Verlauf der Kurve bestimmt; für Kürbis und Lupine wurde nur der Punkt der eintretenden Verlangsamung des Wachsthums ermittelt.

Um das Eintreten der Verlangsamung des Wachsthums festzustellen, wurden die Pflanzen in der verdünnten mit solchen in der atmosphärischen Luft verglichen. Zur Bestimmung des Maximums des Wachsens wurden zwei Apparate ungleich weit ausgepumpt, so dass man den Einfluss verschiedener Druckhöhen mit einander vergleichen konnte. Dabei wurden wieder die Pflanzen ausgewechselt, so dass die in der zuerst in der verdünntesten Luft gehaltenen Pflanzen in der folgenden Zeit in der weniger verdünnten Luft gehalten wurden, und umgekehrt.

Für die verschiedenen Pflanzen ergeben sich folgende Resultate:

1. Helianthus annuus.

(Hierzu Tabelle V und VII.)

Der Sauerstoffgehalt der Luft muss für Helianthus sehr weit heruntergehen, ehe eine Verlangsamung bemerkbar wird. Erst bei einem Druck von 5 mm oder einem Sauerstoffgehalt von 1,5 ccm in dem Apparate (Fig. 4) konnte eine Verlangsamung beobachtet werden. Bei einem Sauerstoffgehalt von 4,7 ccm fand noch eine beträchtliche Wachsthumbeschleunigung statt. Eine der in gewöhnlicher Luft gleiche Wachsthumsschnelligkeit wurde beobachtet, wenn der Apparat (Fig. 4) zwischen 4,7 und 1,5 ccm Sauerstoff, also bezogen auf den Rauminhalt des Apparates 0,43 bis 0,14 Volumprocente Sauerstoff enthielt, also in einer Luft, die bis zu einem Barometerstand von 15 mm bis 5 mm Quecksilberstand verdünnt war. Zur Veranschaulichung dienen die folgenden Zahlen, welche aus den Beobachtungen an 6 Pflanzen den mittleren Zuwachs für 1 Pflanze in mm während 24 Stunden angeben. In jeder der beiden mittleren, mit mm überschriebenen Vertikalreihen stehen diese mittleren Zuwachse für die aufeinanderfolgenden 24 stündigen Beobachtungszeiten. Für die linke dieser mittleren Reihen steht links davon, für die rechte Zuwachsreihe rechts daneben der procentische Sauerstoffgehalt der Luft, in welcher sich die Pflanzen während der bezüglichen Beobachtungszeit befanden. Die fett gedruckten Zahlen beziehen sich wieder auf den Aufenthalt in verdünnter Luft.

Versuch I.

Sauerstoff	mm	mm	Sauerstoff
0,14 %	**5,04**	16,62	20,93 %
20,93 –	8,71	**8,5**	0,11 –
0,14 –	**5,58**	7,3	20,93 –
20,93 –	10,5	**4,08**	0,14 –

Versuch II.

Sauerstoff	mm	mm	Sauerstoff
0,26 %	**9,69**	8,48	20,93 %
20,93 -	9,625	**12,775**	0,56 -
0,37 -	**11,71**	7,79	20,93 -
20,93 -	5,56	**6,28**	0,59 -

Ausführlichere Angaben finden sich in den Tabellen V und VII; in letzterer auch über die beiden vorstehenden Versuche unter 6 und 5. In Tabelle VII ist auch der Zuwachs einzelner Individuen für verschiedene Sauerstoffpartiärpressungen angegeben. Die benutzten Keimpflanzen waren zu Beginn 30 bis 50 mm lang und für jede Versuchsgruppe von gleicher Größe. An jeder Pflanze wurde von den Cotyledonen ab eine gleich lange Strecke mit Tuschmarken markirt, und für diese Strecke ist in den Tabellen der Zuwachs angegeben.

Aus obigen, sowie den in Tabelle V und VII mitgetheilten Zahlen, ebenso aus anderen hier nicht aufgeführten Beobachtungen ergiebt sich also, dass bei höherer Verdünnung das Wachsthum dem in gewöhnlicher Luft gleich ist, in den zwischenliegenden Verdünnungen aber schneller verläuft, als bei normalem Barometerstand. Die ansehnlichste Zuwachsbewegung findet nach den mitgetheilten Beobachtungen in einer Luft statt, die bis zu einem Barometerstand von ungefähr 100 mm verdünnt ist. Sekundäre Maxima lassen die erhaltenen Zahlen nicht erkennen und demgemäß steigt eine Kurve, die über der Partiärpressung des Sauerstoffs als Abscissen mit den Zuwachsen als Ordinaten konstruirt ist, von der Wachsthumsbewegung in normaler Luft bis zum Maximum kontinuirlich, um dann mit weiterer Verminderung der Partiärpressung dauernd zu fallen und endlich, dem Aufhören des Wachsens entsprechend, die Abscissenachse bei einem minimalen Sauerstoffdruck zu schneiden. Sowohl der Lage des Maximums als den erhaltenen Resultaten nach steigt die Kurve vom normalen Luftdruck ab bis zum Barometerstand von 100 mm allmählich, doch gewiss noch ganz gleichmäßig, um dann steiler zu der auf dem Barometerstand 5 bis 10 mm errichteten Ordinate zu fallen, welche die gleiche Wachsthumsschnelligkeit anzeigt, die den Pflanzen in gewöhnlicher Luft zukommt.

Dieses Hauptresultat lässt sich mit Sicherheit aus den Beobachtungen folgern, die begreiflich noch nicht den Verlauf der Kurve detaillirt markiren. Eine genauere Konstruktion der Kurve, die nicht in meinem Plane lag, könnte nur mit sehr zahlreichen Beobachtungen erreicht werden und doch müsste man immer sich auf Annäherungswerthe beschränken, da sowohl individuelle Differenzen bei der Beeinflussung des Wachsens durch den Partiärdruck des Sauerstoffs mitspielen und voraussichtlich noch andere Umstände mehr oder weniger einen Einfluss geltend machen. Es kann also auch aus meinen Beobachtungen nicht mit Sicherheit behauptet wer-

den, dass der bezüglichen Wachsthumskurve sekundäre Maxima und Minima gänzlich fehlen.

2. Vicia Faba.

Auch für Vicia Faba wurde die Kurve annähernd bestimmt. Aus vergleichenden Versuchen zwischen 100 und 300 mm Druck ergiebt sich, dass bei 100 mm oder, in Bezug auf den Rauminhalt des Apparates, ungefähr 3 % Sauerstoff eine größere Beschleunigung stattfindet als bei 300 mm oder ungefähr 9 % Sauerstoff. Die Messungen fanden alle 6 Stunden statt. Die Bedeutung der Zahlen in der folgenden Tabelle ist dieselbe wie in der Tabelle p. 212, nur ist neben der Angabe der Sauerstoffmenge in Volumenprocenten, bezogen auf den Rauminhalt des Apparates, in der 2. und 7. Vertikalreihe die auf 0° und 1000 mm Barometerstand berechnete Sauerstoffmenge in ccm angegeben, die sich in den 1400—1700 ccm fassenden Apparaten befand. Die erste und letzte Vertikalreihe geben in mm Barometerstand den Druck an, unter welchem die Luft des Apparates nach der Evakuation stand.

Barometerstand	Sauerstoff in ccm	Sauerstoff	mm	mm	Sauerstoff	Sauerstoff in ccm	Barometerstand
97 mm	29,58	2,79 %	**3,27**	3,00	8,64 %	89,3	300 mm
298 -	88,65	8,57 -	2,75	**2,95**	2,85 -	30,8	99 -
98 -	30,53	2,81 -	**4,00**	3,75	8,56 -	88,9	299 -

Das Optimum des Wachsthums liegt hier zwischen 100 und 300 mm Luftdruck, wie es scheint, zwischen 100 und 200 mm Luftdruck.

Abweichender als in Bezug auf das Maximum verhält sich Vicia Faba Helianthus gegenüber mit Rücksicht auf die Verlangsamung. Während diese dort erst ungefähr bei 10 mm eintritt, liegt dieser Punkt für Vicia Faba schon bei 50 mm Luftdruck.

Die folgenden mit zwölfstündigen Messungen vorgenommenen Versuche ergeben für 50 mm Barometerdruck oder, im Vergleich zum Rauminhalt, ca. $1^1/_2$ % Sauerstoff folgende durchschnittliche Zuwachse, die gleichfalls in derselben Weise wie im vorigen Versuche ausgedrückt sind.

Versuch I.

Barometerstand	Sauerstoff in ccm	Sauerstoff Vol. %	mm	mm	Sauerstoff Vol. %	Sauerstoff in ccm	Barometerstand
58 mm	16,97	1,66	**6,08**	9,09	20,93	210,05	742 mm
741,5 -	210,34	20,93	6,48	**5,87**	1,61	16,96	47 -
47 -	16,33	1,55	**5,67**	6,375	20,93	209,47	739 -
734 -	209,17	20,93	6,375	**3,25**	1,25	13,12	48 -

Versuch II.

Barometerstand	Sauerstoff in ccm	Sauerstoff Vol. %	mm	mm	Sauerstoff Vol. %	Sauerstoff in ccm	Barometerstand
52 mm	15,42	1,47	**6,00**	5,75	20,93	211,28	742 mm
735 -	211,87	20,93	4,21	**6,58**	1,46	15,35	47 -
49 -	14,51	1,38	**3,58**	5,08	20,93	210,26	739 -
731 -	210,03	20,93	6,625	**5,375**	1,41	14,76	50 -

Der Versuch I zeigt eine continuirliche Verlangsamung des Wachsthums bei verminderter Sauerstoffpartiärpressung, der andere Versuch bald eine Beschleunigung in der verdünnten, bald in der atmosphärischen Luft. Berechnet man aber, wie es schon oben für Helianthus angegeben wurde, aus diesen Zahlen, ob die Summe der Zuwachse in der verdünnten Luft die der Zuwachse in der atmosphärischen Luft übersteigt, so erhält man ein kleines Plus für die verminderte Sauerstoffpartiärpressung, so dass der Eintrittspunkt der Verlangsamung als um 50 mm, eventuell zwischen 50 und 100 mm liegend betrachtet werden muss.

Aus einigen mit Wurzeln von Vicia Faba angestellten Experimenten ergibt sich das Resultat, welches aus dem Verhalten der Wurzeln in Bezug auf den Stillstand des Wachsthums infolge von Sauerstoffmangel erwartet werden konnte, dass sich die Wurzeln so verhalten wie die Stengel der betreffenden Pflanzen.

3. Lupinus luteus.

Die Lupine ähnelt in ihrem Verhalten der Saubohne. Wenn auch das Optimum nicht bestimmt wurde, so scheint es doch in derselben Gegend zu liegen, wie bei Vicia Faba.

Auch die Verlangsamung tritt bei gleichem Druck ein wie bei Vicia Faba, wie der folgende Versuch zeigt. Die Bedeutung der Zahlen ist hier dieselbe wie in dem Täfelchen p. 214. Die mittleren Vertikalreihen geben die Zuwachse für eine Pflanze an, berechnet aus den Messungen an je 6 Pflanzen während zwölfstündiger Beobachtungszeit.

Barometer-stand	Sauerstoff in ccm	Sauerstoff Vol. %	mm	mm	Sauerstoff Vol. %	Sauerstoff in ccm	Barometer-stand
51 mm	16,10	1,47	**5,58**	5,92	20,93	213,24	735,5 mm
735 –	211,94	20,93	2,96	**4,04**	1,41	15,44	49 –
50 –	15,81	1,45	**3,375**	4,25	20,93	210,62	733,5 –
731 –	210,04	20,93	3,08	**2,75**	1,38	15,13	48 –

Aus diesen bei einem Druck von 50 mm oder einem Sauerstoffgehalt von 1,45 % und zwölfstündigen Messungen gewonnenen Zahlen geht hervor, dass etwa bei diesem Druck die Verlangsamung beginnt, da die vorstehenden Ziffern bald eine Zunahme des Wachsthums bei verminderter, bald bei normaler Partärpressung des Sauerstoffes zeigen.

4. Cucurbita pepo.

Es scheint, dass Kürbis zum normalen Verlauf des Wachsthums eine bedeutend größere Menge Sauerstoff bedarf als die drei anderen Pflanzen. Auch hier lässt sich freilich z. B. bei einem Druck von 300 mm (ca. 8 % Sauerstoff) eine Beschleunigung des Wachsthums beobachten. Die Zahlen der mittleren Vertikalreihen in den beiden folgenden Versuchen geben die Zuwachse für eine Pflanze aus den Messungen an Gruppen von 5 Pflanzen für eine Beobachtungszeit im ersten Versuch von 6, im zweiten von 12

Stunden. Die übrigen Zahlen haben dieselbe Bedeutung wie in den vorhergehenden Tabellen.

Barometer-stand	Sauerstoff in ccm	Sauerstoff in Vol. %	mm	mm	Sauerstoff in Vol. %	Sauerstoff in ccm	Barometer-stand
283 mm	88,70	8,12	**3,38**	2,78	20,93	211,94	734 mm
733 -	203,13	20,93	4,80	**5,95**	8,57	93,65	308 -
308 -	95,44	8,73	**6,1**	4,70	20,93	202,15	734 -
735 -	202,57	20,93	7,5	**9,4**	8,56	93,58	302 -

Bei 100 mm Druck (2—3 % Sauerstoff) hingegen findet bereits eine beträchtliche Verlangsamung des Wachsthums statt.

Barometer-stand	Sauerstoff in ccm	Sauerstoff in Vol. %	mm	mm	Sauerstoff in Vol. %	Sauerstoff in ccm	Barometer-stand
99 mm	30,86	2,82	**7,71**	13,07	20,93	201,59	734 mm
733 -	204,65	20,93	16,35	**9,65**	2,76	30,18	98 -
94 -	29,12	2,67	**9,6**	13,12	20,93	199,39	729 -
730 -	203,22	20,93	14,98	**7,39**	2,69	29,35	95 -

Demnach liegt also der Beginn der Verlangsamung ungefähr bei 200 mm Luftdruck oder einem, im Vergleich zum Rauminhalt des Apparates, Sauerstoffgehalt von 5 bis 6 %.

Wenn es auch nur die Aufgabe war, das Verhalten des Wachsthums bei verminderter Sauerstoffpartiärpressung zu beobachten, so konnte ich mich doch nicht enthalten, auch einige Versuche für vermehrte Partiärpressung zu unternehmen, nachdem das eigenthümliche Verhalten der Gewächse in jener zu Tage getreten war.

War die Frage nach dem Wachsthum in der verdünnten Luft noch so gut wie gar nicht berührt, so hat man sich mit dem Einfluss der komprimirten Luft, namentlich des reinen Sauerstoffs auf die Pflanzen häufiger beschäftigt. Schon in der älteren Litteratur stehen sich die entgegengesetztesten Angaben gegenüber. Es sei auf die bereits im Eingang erwähnten Angaben von Scheele und Senebier hingewiesen. Saussure [1]), Meyen [2]) und Humboldt [3]) behaupteten, dass in reinem Sauerstoff eine lebhaftere Keimung oder eine gesteigerte Athmungsthätigkeit stattfinde. Neuerdings haben sich Böhm [4]) und Bert [5]) mit der Frage nach dem Wachsthum bei vermehrter Sauerstoffpartiärpressung beschäftigt. Nach Böhm geht mit einer verminderten Sauerstoffaufnahme ein verlangsamtes Wachsthum Hand in Hand. So bleibt nach ihm die Keimung auf die allerersten Anfänge beschränkt in

---

1) Recherches chimiques. 1804. p. 92.

2) Neues System der Pflanzenphysiologie. 1838. 2. Bd. p. 150.

3) Aphorismen aus der chemischen Physiologie der Pflanzen. Aus dem Lateinischen übersetzt v. G. Fischer. 1794. p. 68.

4) Über das Keimen von Samen in reinem Sauerstoffgas. p. 132. Sitzungsb. d. math.-naturwiss. Klasse d. Wiener Akad. d. Wissensch. 1873. LXVIII. Bd. 1. Abth.

5) l. c.

reinem Sauerstoff. Während Böhm sich um das Verhalten der Pflanzen in reinem Sauerstoff kümmerte, suchte Bert die Partiärpressung desselben festzustellen, bei welcher Keimung und Wachsthum vollständig aufhören. Bereits bei einer Kompression der Luft auf 2 Atmosphären oder bei einem Sauerstoffgehalt von 40 % tritt eine Verlangsamung der Keimung ein, bei einer zwischen 7 und 10 Atmosphären liegenden Kompression der Luft ($1^2/_5$ bis 2 Atmosphären Sauerstoff) wird die Grenze erreicht. Die Spalt- und Hefepilze stellen ihre Thätigkeit bei einem bedeutend höheren Druck ein; so entwickelt sich Mycoderma aceti gar nicht mehr, erst bei einem Druck von 20 bis 23 Atmosphären (4—$4^3/_5$ Atmosphären Sauerstoff), während die Vermehrung der Fäulnissbacterien ansehnlich verlangsamt ist; diese stellen ihre Thätigkeit vollständig erst bei 44 Atmosphären ($8^4/_5$ Atmosphären O) ein.

Wie aus den Angaben hervorgeht, herrscht über die Art der Einwirkung der vermehrten Partiärpressung des Sauerstoffes auf die Gewächse noch große Ungewissheit, nur so viel steht fest, dass bei genügend gesteigerter Partiärpressung das Wachsthum still steht. Dies schließt aber noch nicht aus, dass zwischen dieser Grenze einerseits und dem normalen Luftdruck andererseits sich ebenfalls ein Minimum und ein Maximum findet. Wenn dieser Gegenstand auch nicht eingehend behandelt werden konnte und sollte, so war es doch von Wichtigkeit, sich eine ungefähre Vorstellung von dem Einfluss der gesteigerten Sauerstoffpartiärpressung auf die Pflanzen zu machen. Auch war es ja möglich, dass Verschiedenheiten vorhanden sind zwischen dem Process des Keimens und dem des Wachsens der Keimpflanzen, wodurch sich vielleicht gewisse entgegenstehende Angaben in Übereinstimmung bringen ließen. Hier wurde nur das Wachsthum der Keimpflanzen ins Auge gefasst.

Angestellt wurden die Versuche derartig, dass die Apparate ausgepumpt und mit aus chlorsaurem Kali und Braunstein entwickeltem und mit Kalilauge gewaschenem Sauerstoff gefüllt wurden. Auf diese Weise konnte man verschiedene Partiärpressungen erzielen bis beinahe zu einer solchen, die einer auf 5 Atmosphären komprimirten Luft entspricht. Als Versuchsmaterial wurden Helianthus und Vicia Faba verwendet.

1. Helianthus annuus.

Ein vergleichender Versuch, in welchem sich die Pflanzen unter gewöhnlichem Luftdruck in Gasgemengen befanden, von denen das eine 95—96 Volumenprocente, das andere 20 Volumenprocente Sauerstoff enthielt, ergab ein beschleunigtes Wachsthum in dem sauerstoffreicheren Gase, wie die folgenden Zahlen zeigen. Die beiden mittleren Vertikalreihen geben die Zuwachse für je eine Pflanze aus den Messungen an Gruppen von sechs Pflanzen in 12 Stunden. Die Vertikalreihen links von den mittleren Reihen beziehen sich auf die linke von diesen beiden, die rechts stehenden auf die

rechte der beiden mittleren Reihen. Die auf beiden Seiten der Zuwachsreihen diesen zunächst stehenden Kolumnen geben in Volumenprocenten, bezogen auf den Rauminhalt des Apparates, die den Pflanzen zur Verfügung stehende Sauerstoffmenge an, die in der darauf folgenden äußeren Reihe in ccm umgerechnet ist. Hätte man an Stelle des Gasgemisches mit 95—96 % Sauerstoff eine entsprechende Kompression der Luft angewendet, so würden sich die Pflanzen unter einem ungefähren Druck von 5 Atmosphären gegenüber denen in normaler Luft befunden haben. Diese Veränderung der Kompression der atmosphärischen Luft ist in mm Quecksilberdruck angegeben in der äußersten Kolumne auf der linken und rechten Seite des Täfelchens. Die fett gedruckten Zahlen geben hier die Zuwachse in dem sauerstoffreicheren Gasgemisch an.

Luftkompression	Sauerstoff in ccm	Sauerstoff	mm	mm	Sauerstoff	Sauerstoff in ccm	Luftkompression
3374 mm	1013	96 %	**8,14**	4,55	20,93 %	209	735 mm
735 –	209	20,93 –	4,92	**7,6**	95,37 –	1005	3352 –
3359 –	1007	95,56 –	**7,79**	4,2	20,93 –	210	735 –
735 –	210	20,93 –	4,67	**8,4**	95,86 –	1010	3366 –

Bei einer Sauerstoffpartiärpressung, die einer Luftkompression von 2—2 1/2 Atmosphären entspricht, scheint eine Verlangsamung einzutreten, wie folgende Zahlen zeigen. Es geben diese den mittleren Zuwachs für eine Pflanze an, gewonnen aus den Beobachtungen von je sechs Pflanzen, die abwechselnd in sauerstoffreicher und gewöhnlicher Luft während 12 Stunden gehalten wurden. Die Bedeutung der Zahlen ist dieselbe wie in der vorigen Tabelle.

Versuch I.

Luftkompression	Sauerstoff in ccm	Sauerstoff	mm	mm	Sauerstoff	Sauerstoff in ccm	Luftkompression
1996 mm	601	57,00 %	**4,00**	4,46	20,93 %	212	734 mm
734 –	211	20,93 –	6,875	**7,17**	57,99 –	612	2033 –
1996 –	599	56,92 –	**5,125**	4,42	20,93 –	211	734 –
734 –	211	20,93 –	3,25	**4,54**	57,85 –	609	2026 –

Versuch II.

Luftkompression	Sauerstoff in ccm	Sauerstoff	mm	mm	Sauerstoff in ccm	Sauerstoff in ccm	Luftkompression
1387 mm	386	39,56 %	**2,46**	3,46	20,93 %	205	734 mm
734 –	202	20,93 –	5,92	**5,25**	35,99 –	409	1262 –
1307 –	422	37,29 –	**3,58**	4,5	20,93 –	203	734 –
734 –	204	20,93 –	2,5	**4,29**	37,69 –	427	1321 –

Es wird jedenfalls noch weiterer Versuche bedürfen, um den Einfluss vermehrter Partiärpressung des Sauerstoffs auf das Wachsthum festzustellen, Sollten die obigen Zahlen das wirkliche Verhalten richtig wiedergeben, so würde also mit zunehmendem Partiärdruck des Sauerstoffs das Wachsthum zunächst verlangsamt werden, um weiterhin zu steigen und ansehnlicher als in gewöhnlicher Luft zu werden. Mit noch höherem Partiärdruck muss aber das Wachsthum nothwendig abnehmen, da es ja, wie die Bert'-

schen Versuche erweisen, mit genügend hoher Sauerstoffpressung stille steht. Die auf den Partiärdruck des Sauerstoffs als Abscisse errichteten Ordinaten würden also eine Kurve liefern, welche die Abscissenachse bei sehr geringem und bei sehr hohem Partiärdruck, entsprechend dem Aufhören des Wachsens, erreicht, und die sowohl bei verminderter Partiärpressung des Sauerstoffs, als bei vermehrter Partiärpressung des Sauerstoffs, gegenüber dem normalen Luftdruck, je ein Maximum bietet. Zwischen dem letztgenannten Maximum und dem Wachsthum in normaler Luft kommt dann vielleicht noch ein Minimum zu liegen.

Mit Rücksicht auf die Böhm'schen Versuche wurde ein ähnlicher angestellt. Zwei Messröhren von 168 ccm Inhalt wurden mit je vier Helianthuspflanzen beschickt, die annähernd von gleicher Länge waren. Die eine Messröhre war mit Sauerstoff, die andere mit Luft gefüllt. Als Sperrflüssigkeit diente Quecksilber. Nach 24 Stunden ergaben die Messungen der Zuwachse im Durchschnitt für Strecken von 20 mm Länge:

Im Sauerstoff	In Luft
14,69 mm	12 mm

Wenn aus diesem immerhin roh angestellten Versuche auch nicht sicher gefolgert werden darf, dass die Pflanzen im reinen Sauerstoff schneller wachsen, wie es hier der Fall zu sein scheint, so geht wenigstens aus demselben hervor, dass auch in engen Röhren ein beträchtliches Wachsthum in reinem Sauerstoff stattfindet, was nach Böhm nicht der Fall sein soll. Es muss dahingestellt bleiben, ob die benutzten Objekte oder andere Ursachen das verschiedene Resultat Böhm's bedingten.

Ähnlich wie Helianthus verhält sich:

2. Vicia Faba.

Bei einer ungefähr einer Luftkompression von 5 Atmosphären entsprechenden Partiärpressung des Sauerstoffes ist eine Beschleunigung zu beobachten, während bei einer solchen von 2 Atmosphären eine deutlich wahrnehmbare Verlangsamung zu Tage tritt. Die mittleren Vertikalreihen der folgenden Tabelle geben die aus dem Wachsthum von je sechs Pflanzen berechneten Zuwachsgrößen einer Pflanze in 12 Stunden an. Im Übrigen ist die Erklärung der Zahlen dieselbe wie auf p. 214.

Versuch I.

Luftkompression	Sauerstoff in ccm	Sauerstoff	mm	mm	Sauerstoff	Sauerstoff in ccm	Luftkompression
3420 mm	1024	97,52 %	**3,5**	2,375	20,93 %	211	734 mm
734 -	209	20,93 -	2,00	**5,21**	97,04 -	1021	3406 -
3398 -	1009	96,96 -	**2,79**	2,29	20,93 -	211	734 -
734 -	210	20,93 -	4,0	**4,42**	97,28 -	1023	3413 -

Versuch II.

Luftkompression	Sauerstoff in ccm	Sauerstoff	mm	mm	Sauerstoff	Sauerstoff in ccm	Luftkompression
1321 mm	418	37,67 %	**7,5**	11,71	20,93 %	202	730 mm
730 –	203	20,93 –	8,625	**6,92**	37,26 –	425	1307 –
1307 –	423	37,25 –	**3,46**	4,58	20,93 –	204	730 –
730 –	203	20,93 –	7,21	**6,33**	41,87 –	429	1460 –

Aus diesem Verhalten ergiebt sich für die Keimpflanzen von Vicia Faba ein im wesentlichen gleicher Verlauf der Wachsthumskurve wie für Helianthus mit einzelnen Verschiebungen der Maxima und Minima infolge individueller Verschiedenheiten.

Da die Menge Sauerstoff, welche noch das Wachsthum zu unterhalten vermag, sehr gering ist, und auch dieses selbst bei beträchtlicher Verdünnung nicht verlangsamt, sondern vielmehr beschleunigt wird, so musste es von Interesse sein zu wissen, ob die Pflanzen im Stande sind, während ihres Wachsthums einem verhältnissmäßig großen, aber verdünnten Luftvolumen allen Sauerstoff zu entziehen, und zwar so, dass sie in den einzelnen Momenten dieselbe Menge Sauerstoff aufnehmen, wie bei normalem Luftdruck, so lange bis die letzte Spur Sauerstoff verschwunden ist, oder ob die Pflanzen diese Fähigkeit nicht besitzen, ob sich vielmehr neben der Sauerstoffathmung in der verdünnten Luft intramolekulare Athmung geltend macht. Weiß man auch, dass die Pflanzen schließlich einem Luftvolumen allen Sauerstoff zu entziehen vermögen, so wäre es nicht unmöglich, dass die Zelle nicht im Stande ist, die Moleküle des Sauerstoffs, welche bei starker Verdünnung weiter von einander entfernt sind als unter gewöhnlichen Umständen, mit derselben Schnelligkeit wie bei normalem Druck an sich zu reißen. Die Anschauung, dass bei einer bestimmten Partiärpressung neben der Sauerstoffathmung intramolekulare Athmung auftritt, wurde bereits von Saussure vertreten. Nach Wolkoff und A. Mayer soll bei 17—18 Volumenprocenten bereits intramolekulare Athmung bemerkbar werden. Neuerdings erörterte auch Pfeffer [1]), dass die Partiärpressung des Sauerstoffes Einfluss auf das Auftreten der intramolekularen Athmung hat.

Das gleichzeitige Auftreten von Sauerstoff- und intramolekularer Athmung würde sich durch eine Volumenvermehrung bemerkbar machen, wenn man Pflanzen benutzt, die bei normaler Athmung eine dem konsumirten Sauerstoff gleiche Menge Kohlensäure produciren. Dieses ist annähernd die Regel bei stärkehaltigen Samen [2]) und benutzte ich deshalb die Keimpflanzen von Vicia Faba, da diese auch in den Versuchen mit verdünnter Luft Verwendung gefunden hatten.

---

1) Wesen und Bedeutung der Athmung in den Pflanzen. Landw. Jahrb. VII. 1878. p. 817, 821.

2) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. I. p. 356.

Als Apparat diente eine einfache Messröhre, anfangs von 75, später von 132 ccm, da das Volumen jener zu klein war. Die Röhre ließ sich durch einen zweifach durchbohrten Gummistopfen verschließen, durch dessen Öffnungen kleine Glasröhren führten. Das eine dieser Röhrchen trug ein Kautschukrohr, das in die Messröhre bis etwa zu $^2/_3$ von deren Höhe hineinragt. Nach außen stand diese Glasröhre mit dem Wasserstoffentwicklungsapparat in Verbindung, gegen den sie durch einen Glashahn abzusperren war. Die andere Glasröhre führte nur in die atmosphärische Luft. Die kleine Messröhre trug eine eingeätzte Skala nach ccm, die große von 132 ccm Inhalt war mit einer in mm eingetheilten Papierskala versehen. Die beiden Glasröhren ermöglichten es, sämmtliche Luft in der Messröhre durch Wasserstoff zu ersetzen. Als alle Luft ausgetrieben war, wurde das Ableitungsrohr entfernt, so dass nur das Quecksilber freien Zutritt zur Messröhre hatte. Nachdem an dem Zuleitungsrohr der Glashahn abgestellt war, wurde die Verbindung mit dem Wasserstoffapparat unterbrochen. Durch Saugen an diesem Rohr entfernte man darauf eine bestimmte Anzahl ccm Wasserstoff und ersetzte sie darauf durch atmosphärische Luft. Alsdann ward der verschließende Kautschukstopfen mitsammt dem Gummischlauch entfernt. Die Messröhre, in welche vor den genannten Operationen die Versuchspflanzen gebracht waren, war also nun durch Quecksilber gesperrt, auf welches zur Vermeidung der schädlichen Quecksilberdämpfe eine dünne Wasserschicht gebracht war. Bei jedem Versuch wurden vier Ablesungen vorgenommmen: 1) nach dem Aussaugen eines Theiles des Wasserstoffes, 2) nach dem Einströmen der Luft, 3) nach Entfernung des Verschlusses und 4) nach Verlauf der Beobachtungszeit, um eine etwaige Volumenzunahme zu konstatiren. Von den beiden ersten Volumina musste das Volumen des in der Messröhre befindlichen Gummischlauches in Abzug gebracht werden. Ein kleiner Fehler in dieser Subtraktion würde übrigens nur Einfluss auf die Bestimmung des Sauerstoffgehaltes im Gasgemisch haben, für den eigentlichen Versuch aber ohne weitere Bedeutung sein, da die Beobachtungen erst nach Entfernung des fraglichen Kautschukschlauches begannen.

Berechnet wurden die Volumina nach der bereits früher angegebenen Reduktionsformel mit dem Unterschiede, dass der Wassermeniskus abgelesen wurde, derselbe also abgezogen werden muss. Mithin lautet die Formel:

$$v_1 = \frac{(v - m)\,(b - h - Wt)}{1000\,(1 + \alpha t)}$$

Nach Schluss des Versuches wurde durch Phosphor das Vorhandensein von Sauerstoff nachgewiesen; dies war nothwendig, um sicher zu gehen, dass nicht etwa aller Sauerstoff verbraucht war und die Volumenvermehrung bei Sauerstoffmangel durch intramolekulare Athmung erzeugt wurde. Die Pflanze wurde zu Anfang und zu Ende des Versuches direkt mit Maßstab

gemessen, um über deren Zuwachsbewegungen unter den genannten Versuchsbedingungen Aufschluss zu erhalten.

Derartige Versuche mit Saubohnen ergaben nun nicht eine Zunahme, sondern vielmehr entweder eine geringe Verminderung, oder Gleichheit des Volumens. Von den unten angeführten Versuchen wurden die drei ersten mit der kleineren, die anderen mit der größeren Messröhre angestellt; das obere Volumen ist das nach der letzten Einstellung bei Beginn des Versuches, das untere das am Ende desselben ermittelte Volumen. Rechts davon ist der Sauerstoffgehalt, im Verhältniss zu dem Rauminhalt des Apparats, in Sekunden angegeben und daneben unter Druck derjenige Barometerstand mitgetheilt, bei welchem die Luft eine dem Versuchsgase gleiche Partiärpressung des Sauerstoffs bieten würde.

		Sauerstoff	Druck
I.			
12 St.	35,75 ccm 35,17 –	6,41 %	225,41 mm
	— 0,58 ccm		
II.			
12 St.	38,95 ccm 38,06 –	6,09 %	213,57 mm
	— 0,89 ccm		
III.			
12 St.	35,02 ccm 34,25 –	6,00 %	227,12 mm
	— 0,77 ccm		
IV.			
24 St.	59,46 ccm 58,58 –	9,55 %	334,46 mm
	— 0,88 ccm		
V.			
24 St.	63,88 ccm 63,34 –	8,03 %	229,05 mm
	— 0,54 ccm		
VI.			
12 St.	64,01 ccm 63,22 –	3,20 %	112,07 mm
	— 0,79 ccm		
VII.			
11 St.	64,70 ccm 63,87 –	2,52 %	87,77 mm
	— 0,83 ccm		
VIII.			
12 St.	65,50 ccm 64,02 –	2,32 %	81,36 mm
	— 1,48 ccm		
IX.			
12 St.	61,03 ccm 59,65 –	1,29 %	44,99 mm
	— 1,38 ccm		

In diesen 9 Versuchen konnte nach Beendigung des Versuchs das Vorhandensein von Sauerstoff und ein entsprechender Zuwachs der Pflanzen festgestellt werden. Für geringeren Sauerstoffgehalt als 1,29 % wird die hier angewandte Methode zu ungenau. Schließlich wird auch die Menge Sauerstoff so gering, dass sie während der Versuchsdauer nicht für das Wachsthum ausreicht, dieselbe also vollständig verbraucht und nun infolge von Sauerstoffmangel auf intramolekularem Wege Kohlensäure gebildet wird. Da sich nach Beendigung des Versuches kein Sauerstoff mehr nachweisen lässt, so ist man berechtigt, das Plus an Kohlensäure aus dieser Ursache herzuleiten. Die Annahme, dass die Verminderung des Volumens von ungenauen Ablesungen oder von mangelnder Reinheit des Quecksilbers herrühre, ist unhaltbar, da bei aller Sorgfalt dasselbe Ergebniss erhalten wurde und bei Sauerstoffmangel eine Volumenvermehrung eintrat.

Nach obigen Versuchen trat also in Vicia Faba in sauerstoffarmer Luft, in der aber noch entschieden Wachsthum stattfand, keine intramolekulare Athmung neben der normalen Athmung ein. Doch sind die Experimente in dieser Frage nicht ganz entscheidend, die nicht in dem Plane meiner Arbeit lag und die erst, sowie die daran sich anschließenden Konsequenzen, durch spezielle Untersuchungen erledigt werden kann. Jedenfalls ist ja für die bei Gährung ohne Sauerstoff wachsenden Spross- und Spaltpilze bekannt, dass Kohlensäureabspaltung ohne Zufuhr von freiem Sauerstoff neben gleichzeitigem Wachsthum möglich ist.[1]) Übrigens vermögen, wie noch weiterhin mitzutheilende Versuche lehren, die Pflanzen noch in einer sehr verdünnten Luft ihre volle Athmungsgröße zu entwickeln, wenn nur mit einem genügenden Luftvolumen die jederzeit ausreichende Sauerstoffmenge in diesem sehr verdünnten Zustand geboten wird.

Wirft man einen kurzen Rückblick auf die Untersuchungen, so erhält man als Ergebniss derselben folgende Resultate:

1. Es bestätigt sich, dass die Pflanzen mit Ausnahme gewisser Gährung und Fäulniss erregender Pilze den atmosphärischen Sauerstoff zum Wachsthum nicht entbehren können. Dieses hört mit seiner Entfernung sofort auf.

2. Allerdings ist die Menge Sauerstoff, welche das Wachsthum noch zu unterhalten vermag, sehr gering. Seine Grenze liegt für:

a) Helianthus annuus zwischen fünf- und zweimaligem Evakuiren bis auf 3 mm Barometerstand mit entsprechendem Wasserstoffeinleiten oder zwischen 0,000 000 000 019 und 0,00 029 Volumenprocenten Sauerstoff in Bezug auf den Rauminhalt des Apparates, was einem Sauerstoffgehalt von 0,0 000 000 003 bis 0,005 ccm gleichkommt.

---

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. I. p. 380.

b) Vicia Faba bei fünfmaligem Evakuiren oder 0,000 000 000 019 Volumenprocente gleich 0,0 000 000 003 ccm Sauerstoff.

c) Lupinus luteus zwischen drei- und einmaligem Evakuiren oder zwischen 0,0000 052 und 0,078 Volumenprocenten Sauerstoff, was einem Sauerstoffgehalt von 0,000 019 bei 1,23 ccm gleich kommt.

d) Brassica napus bei einem Barometerstand zwischen 3 und 18 mm oder zwischen 0,08 bis 0,51 Volumenprocenten Sauerstoff gleich 1,23 bis 7,37 ccm Sauerstoff.

e) Cucurbita pepo bei 3 mm Barometerstand oder bei 0,09 Volumenprocenten Sauerstoff, was 1,07 ccm Sauerstoff entspricht.

f) Ricinus communis und Bellis perennis bei einem Barometerstand von 3 mm oder bei 0,09 Volumenprocenten gleich 1 bis 1,5 ccm Sauerstoff. Der durch den in den Sägespänen resp. in der Erde enthaltenen Sauerstoff entstehende Fehler im Sauerstoffgehalt ist unberücksichtigt geblieben.

g) Coprinus lagopus zwischen 3 bis 20 mm Barometerstand oder zwischen 0,09 bis 0,58 Volumenprocenten gleich 1,18 bis 4,27 ccm Sauerstoff.

h) Mucor mucedo bei einem Barometerstand von 3 mm oder bei 0,00 029 Volumenprocenten oder bei 0,0046 ccm Sauerstoff.

i) Phycomyces nitens zwischen 3 und 5 mm Barometerstand oder zwischen 0,14 und 0,20 Volumenprocenten gleich 1,94 bis 2,90 ccm Sauerstoff.

3. Mit abnehmendem Luftdruck wird aber das Wachsthum zunächst beschleunigt, erreicht bei einer gewissen Luftverdünnung ein Optimum, um bei weiterer Verdünnung wieder abzunehmen und endlich aufzuhören. Dieses Wachsthumsoptimum wurde für Helianthus annuus und Vicia Faba annähernd bestimmt. Für Helianthus liegt dasselbe bei ca. 100 mm Barometerdruck oder 3 %, für Vicia Faba bei 200 mm oder 5—6 % Sauerstoff in Bezug auf den Rauminhalt der Glocke.

4. Eine Verlangsamung des Wachsthums gegenüber dem Wachsthum in normaler Luft tritt ein für:

a) Helianthus annuus bei einem Barometerstand von 5—15 mm oder einem Sauerstoffgehalt von 0,14—0,5 % bezogen auf den Rauminhalt des Apparates.

b) Vicia Faba bei einem Barometerstand von ca. 50 mm oder einem Sauerstoffgehalt von 1,45 Volumenprocenten.

c) Lupinus luteus bei ca. 50 mm Barometerstand oder 1,45 Volumenmenprocenten Sauerstoff.

d) Cucurbita pepo bei ca. 200 mm Barometerstand oder bei 5—6 Volumenprocenten Sauerstoff.

5. In reinem Sauerstoff wachsen Helianthus und Vicia Faba schneller als bei normalem Barometerdruck. Bei einem Sauerstoffgehalt, der einer

Luftkompression von 2—$2^1/_2$ Atmosphären entspricht, scheint nach einigen Versuchen das Wachsthum gegenüber normaler Luft verlangsamt zu werden.

6. Denkt man sich den Verlauf des Wachsthums als Kurve dargestellt und zwar so, dass auf der Ordinatenachse die Zuwachse, auf der Abscissenachse die Barometerstände aufgetragen werden, und dass der Zuwachs bei normalem Barometerdruck gleich 0 gesetzt wird, so verläuft die Kurve folgendermaßen: Von einem Punkt unterhalb der Abscissenachse steigt dieselbe steil an, um bei 100 resp. 200 mm Druck ein Maximum zu erreichen, von dort fällt sie allmählich ab, beim normalen Barometerdruck trifft sie die Achse und erreicht, wie es scheint, bei einem Druck von 2—$2^1/_2$ Atmosphären ein Minimum; von diesem steigt sie wieder an, um abermals ein Maximum zu erreichen, bis sie schließlich bei einer zu hohen Partiärpressung des Sauerstoffes wiederum die Abscissenachse treffen wird. Demnach dürfte diese Kurve drei Minima und zwei Maxima aufzuweisen haben.

Welche Ursachen die Veränderung der Zuwachsbewegung mit Modificirung der Partiärpressung des Sauerstoffs in der besagten Weise bedingen, ist zur Zeit nicht näher zu sagen. Jedenfalls entspricht der Wachsthumsbeschleunigung keine Zunahme der Athmung. Es gilt dieses insbesondere für das ansehnliche Wachsthumsmaximum in verdünnter Luft, wie aus Versuchen hervorgeht, die Herr Dr. Wilson im hiesigen Laboratorium anstellte und für deren Mittheilung ich demselben bestens danke. Die Athmungsthätigkeit wurde bestimmt durch die Kohlensäuremenge, welche producirt wurde, als Pflanzen abwechselnd in atmosphärischer Luft und einem Gasgemisch aus Luft und Wasserstoff sich befanden. Dr. Wilson experimentirte mit Helianthus und erhielt folgendes Ergebniss: Erst wenn der Sauerstoffgehalt des Gasgemisches, welches durch den Pflanzenbehälter durchgeleitet wurde, auf ca. 1 % sank, fand eine geringere Kohlensäureausscheidung statt als in der atmosphärischen Luft. Bei jedem höheren Sauerstoffgehalt als 1 % blieb die gebildete Menge immer der bei normalem Drucke gleich.

Bereits früher hatte Rischavi [1]) durch Experimente mit Triticum vulgare festgestellt, dass die Athmung in reinem Sauerstoff weder geringer, wie Böhm [2]) behauptete, noch stärker, wie Meyen [3]) wollte, sondern dass sie gleich derjenigen in der atmosphärischen Luft sei. Aus dem Vergleich der Athmung bei verschiedenen Partiärpressungen mit dem Wachsthum bei denselben bestätigt sich die bereits von Wolkoff [4]) und A. Mayer ausgesprochene, übrigens auch anderweitig leicht zu folgernde Ansicht [5]), »dass

1) Landw. Versuchs-Stationen. 1876. Bd. 19. p. 321.

2) l. c. p. 141.

3) l. c. p. 150.

4) Beiträge zur Lehre über der Athmung der Pflanzen. Landw. Jahrb. III. Bd. Heft 4. 1874. p. 522.

5) Pfeffer, Pflanzenphysiologie. I. Kap. VIII.

Längenwachsthum und Athmung nicht Processe sind, die so denselben Bedingungen unterliegen und so zusammengehörig sind, dass man den einen Vorgang als einen Maßstab für den anderen anzusehen im Stande ist.«

Wenn auch die Thatsache, dass das Wachsthum in der verdünnten und komprimirten Luft beschleunigt wird, vorläufig nicht zu erklären ist, so liegt es doch auf der Hand, dass dieser Umstand für die Pflanzen von großer Bedeutung sein muss. Es ist leicht einzusehen, dass die Fähigkeit, bei vermindertem Sauerstoffgehalt schneller zu wachsen, den Pflanzen auf hohen Gebirgen von gewissem Vortheil sein muss, reicht doch die Phanerogamenflora in den Alpen bis zu einer Höhe von 3400 [1]), in den Anden von 4800 [2]) und in dem Himalaya sogar von 6000 m [3]), die Kryptogamenflora bis zu einer entsprechend größeren Höhe, so dass der Barometerstand hier schon beträchtlich niedrig ist. Wachsen nun bei diesem Druck die Pflanzen schneller, als beim normalen Druck, so haben sie in dieser Fähigkeit ein Gegengewicht gegen die verzögernden Einflüsse des Klimas und sonstiger Umstände in dieser bedeutenden Höhe. Auf das beschleunigte Wachsthum mag vielleicht auch die schnellere Entwicklung der Gewächse mit zurückzuführen sein, nicht einzig auf die beförderte Verdunstung und den lebhafteren Reiz des Lichtes, wie Schlagintweits [4]) annehmen. Auch ist vielleicht in dieser eigenthümlichen Erscheinung einer der Gründe zu suchen, welche manche Alpenpflanzen in der Ebene ein weniger günstiges Fortkommen finden lassen. [5])

Die Wachsthumsmodifikation mit zunehmender Partiärpressung des Sauerstoffs könnte für die in Meerestiefen wachsenden Pflanzen vielleicht einige Bedeutung haben[1], doch soll auf diese ja ohnehin noch nicht erledigte Frage an dieser Stelle nicht weiter eingegangen werden.

Die vorstehende Arbeit wurde im Wintersemester 1880/81 und im Sommersemester 1881 im hiesigen botanischen Institut gearbeitet unter Anleitung des Herrn Professor Pfeffer, dem ich an dieser Stelle meinen innigsten Dank ausspreche.

Tübingen, im Oktober 1881.

---

1) H. u A. Schlagintweit, Untersuchungen über die physikalische Geographie der Alpen. 1850. p. 587.

2) Humboldt, Ansichten der Natur. 1849. 2. Bd. p. 45.

3) Schlagintweit, Results of a scientific mission to India and High Asia. 1862. Vol. II. p. 500.

4) Unters. üb. d. physik. Geogr. d. Alpen. p. 511.

5) Humboldt, Ansichten der Natur. Ideen zur Physiognomik der Gewächse. Anm. 14.

Anmerkungen zu den Tabellen.

Überall sind die Längen der gemessenen Strecken und der Zuwachse in Millimetern angegeben, ebenso die Barometerstände. Die Länge oder die Zuwachse in den aufeinanderfolgenden Beobachtungszeiten stehen in den Vertikalreihen untereinander. Das Zeichen — bedeutet daher kein Zuwachs, das Zeichen ÷, dass eine kleine Verkürzung eintrat.

In den Tabellen I^a, II^a, III^a, IV^a, VI^a sind die gemessenen Längen mit gewöhnlichen, die Zuwachse mit fetten Zahlen gedruckt. In den Tabellen V und VII sind diejenigen Zuwachse mit fetten Zahlen gedruckt, welche bei Aufenthalt der Pflanzen in der verdünnteren Luft erhalten wurden.

Tabelle I.

a.

Helianthus annuus.

(Vgl. p. 202.)

In den mit 1, 2 etc. überschriebenen Vertikalreihen sind die gemessenen Strecken, in den mit 1′, 2′ etc. überschriebenen die Zuwachse für dieselbe Pflanze in mm ausgedrückt.

Nr. des Versuchs.	Druck.	Wahrscheinlicher Sauerstoffgehalt in der Glocke.	Versuchsdauer.	Nr. der Pflanze. 1	1′	2	2′	3	3′	4	4′	5	5′	6	6′
		ccm	St.												
1	5 mal nach jedesmaligem Zuleiten von Wasserstoff auf 3 mm ausgepumpt	0,000000000301		6,58		5,46		5,74		6,65		5,88		6,09	
			13	7,21	**0,63**	5,95	**0,49**	6,65	**0,91**	7,07	**0,42**	6,37	**0,49**	6,65	**0,56**
			24	7,70	**0,49**	6,44	**0,49**	6,65	—	7,28	**0,21**	6,58	**0,21**	7,07	**0,42**
2	4 mal ausgepumpt	0,000000077		4,2		5,67		6,09		6,09		7,00		6,37	
			19	5,04	**0,84**	6,93	**1,26**	7,28	**1,19**	6,86	**0,77**	7,28	**0,28**	8,05	**1,68**
3	4 mal ausgepumpt	0,000000075		4,9		5,88		5,60		5,18		5,32			
			18	5,04	**0,14**	6,09	**0,21**	5,60	—	5,25	**0,07**	5,46	**0,14**		
4	4 mal ausgepumpt	0,000000064		4,9		6,16		6,58		5,88					
			7½	4,9	—	7,35	**1,19**	6,86	**0,28**	5,88	—				
			13	4,9	—	7,49	**0,14**	7,14	**0,28**	5,88	—				
			12	4,9	—	7,63	**0,14**	7,14	—	5,88	—				
			12	4,9	—	7,70	**0,07**	7,21	**0,07**	5,88	—				
5	3 mal ausgepumpt	0,0000187		7,35		4,83		4,27		5,32		5,60			
			18	7,63	**0,28**	4,9	**0,07**	5,18	**0,91**	5,39	**0,07**	5,67	**0,07**		
			19	8,19	**0,56**	5,39	**0,49**	5,18	—	5,60	**0,21**	5,88	**0,21**		
6	3 mal ausgepumpt	0,0000185		4,06		4,62		4,97		5,74		6,16		4,62	
			22	4,55	**0,49**	4,69	**0,07**	4,97	—	5,74	—	6,44	**0,28**	5,81	**1,19**
7	2 mal ausgepumpt	0,00464		5,39		6,23		6,65		5,60		5,81		6,58	
			18	5,60	**0,21**	6,65	**0,42**	6,65	—	6,37	**0,77**	6,72	**0,91**	7,14	**0,56**

b.

Durchschnittliche und durchschnittlich procentige Zuwachse für eine Stunde berechnet in mm.

Nr.	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
1	0,05 0,02	0,04 0,02	0,07 —	0,04 0,01	0,04 0,01	0,04 0,02	0,76% 0,28 –	0,73% 0,34 –	1,22% —	0,60% 0,14 –	0,68% 0,16 –	0,66% 0,30 –
2	0,04	0,07	0,06	0,04	0,01	0,09	0,95 –	1,23 –	0,99 –	0,66 –	0,14 –	1,41 –
3	0,01	0,01	—	0,004	0,01		0,20 –	0,17 –	—	0,08 –	0,19 –	
4	— — — —	0,16 0,01 0,01 0,006	0,04 0,02 — 0,006	— — — —			— — — —	2,6 – 0,14 – 0,13 – 0,08 –	0,61 – 0,29 – — 0,08 –	— — — —		
5	0,02 0,03	0,004 0,03	0,05 —	0,004 0,01	0,004 0,01		0,27 – 0,39 –	0,08 – 0,61 –	1,17 – —	0,08 – 0,19 –	0,07 – 0,18 –	
6	0,02	0,003	—	—	0,01	0,05	0,49 –	0,06 –	—	—	0,16 –	1,08 –
7	0,01	0,02	—	0,04	0,05	0,03	0,19 –	0,32 –	—	0,71 –	0,86 –	0,46 –

Tabelle II.

a.

Vicia Faba.

(Vgl. p. 203.)

Bedeutung der Zahlen wie in Tabelle I.

Nr.	Druck.	Wahrscheinlicher Sauerstoffgehalt im Apparate.	Versuchsdauer.	1	1′	2	2′	3	3′
1	3mal ausgepumpt. (Vgl. Tab. I.)	0,00001998 ccm	$22^1/_2$ St.	4,55 4,76	**0,21**				
2	4mal ausgepumpt.	0,0000000776 –	18 –	5,04 5,32	**0,28**	4,41 4,48	**0,07**		
3	5mal ausgepumpt.	0,000000000298 –	16 – 23 – 74 – 53 –	5,6 5,88 5,81 5,81 5,81	**0,28** ÷ — —	6,37 6,86 7,21 7,63 7,84	**0,49** **0,35** **0,42** **0,21**	4,34 4,34 4,48 4,83 4,41	— **0,14** **0,35** ÷

b.

Durchschnittliche und durchschnittlich procentige Zuwachse für eine Stunde berechnet in mm.

Nr.	1	2	3	1	2	3
1	0,01			0,22 %		
2	0,016	0,004		0,32 –	0,09 %	
3	0,017 ÷ — —	0,03 0,015 0,006 0,004	— 0,006 0,005 ÷	0,30 – ÷ — —	0,47 – 0,22 – 0,08 – 0,05 –	— 0,14 % 0,11 – ÷

Tabelle III.

a.

Brassica napus.

(Vgl. p. 203.)

Bedeutung der Zeichen wie in Tabelle I.

Nr.	Druck.	Wahrscheinl. Sauerstoffgehalt im Apparate.	Versuchs-dauer.	1	1′	2	2′	3	3′	4	4′	5	5′
1	1 mal ausgepumpt.	1,26 ccm		6,51		6,93		5,46		4,20		5,88	
			18 St.	6,51	—	6,86	÷	5,04	÷	4,20	—	5,33	÷
2	1 mal ausgepumpt.	1,23 -		7,35		7,63		7,84		5,25			
			14 -	7,42	**0,07**	7,77	**0,14**	7,70	÷	5,95	**0,70**		
3	18 mm	7,37 -		6,44		6,51		6,30		5,25			
			21 -	6,93	**0,49**	todt	÷	7,07	**0,77**	6,09	**0,84**		
			25 -	todt	÷			7,14	**0,07**	6,09	—		

b.

Durchschnittliche und durchschnittlich procentige Zuwachse für eine Stunde.

Nr.	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
1	—	÷	÷	—	÷	—	÷	÷	—	÷
2	0,005	0,01	÷	0,05		0,07%	0,13%	÷	0,95%	
3	0,02	÷	0,037	0,04		0,31 -	÷	0,59%	0,76 -	
	÷		0,003	—		÷		0,04 -	—	

Tabelle IV.

a.

Lupinus luteus.

(Vgl. p. 203.)

Zeichenbedeutung wie in Tabelle I.

Nr.	Druck	Wahrscheinl. Sauerstoffgehalt im Apparate.	Versuchs-dauer.	1	1′	2	2′	3	3′	4	4′	5	5′	6	6′	7	7′
1	3 mal ausgepumpt.	0,00001865 ccm		6,37		5,88		5,88									
			20 St.	7,00	**0,63**	5,88	—	6,09	**0,21**								
2	3 mal ausgepumpt.	0,00002017 -		6,93		6,51		5,46									
			22 -	6,72	÷	6,58	**0,07**	5,60	**0,14**								
3	2 mal ausgepumpt.	0,00496 -		5,67		4,9		5,53		6,09		5,18		5,39		5,46	
			17 -	5,67	—	4,9	—	5,67	**0,14**	6,16	**0,07**	5,39	**0,21**	5,60	**0,21**	5,34	÷
4	1 mal ausgepumpt.	1,32 -		8,12		8,05		7,21		7,70							
			17 -	8,40	**0,28**	8,12	**0,07**	7,70	**0,49**	7,84	**0,14**						
5	1 mal ausgepumpt.	1,23 -		6,93		6,37		6,51		5,46		6,93		5,60			
			12 -	7,00	**0,07**	6,65	**0,28**	6,51	—	5,46	—	7,00	**0,07**	5,74	**0,14**		

b.

Durchschnittliche und durchschnittlich procentige Zuwachse für eine Stunde berechnet in mm.

Nr.	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5	6	7
								%	%	%	%	%	%	%
1	0,03	—	0,01					0,47	—	0,17				
2	÷	0,003	0,006					÷	0,05	0,11				
3	—	—	0,008	0,004	0,012	0,012	÷	—	—	0,14	0,07	0,23	0,22	÷
4	0,016	0,004	0,03	0,008				0,2	0,05	0,42	0,14			
5	0,006	0,023	—	—	0,006	0,012		0,09	0,36	—	—	0,09	0,21	

Tabelle V.

Helianthus annuus.

(Vgl. p. 212.)

In den beiden mittleren, mit durchschnittlichem Zuwachs überschriebenen Kolumnen ist der mittlere Zuwachs für eine Pflanze, berechnet aus den Beobachtungen an 6 Pflanzen, aufgeführt und zwar sind die bei Aufenthalt in verdünnter Luft gewonnenen Werthe fett gedruckt. Den bezüglichen Luftdruck für die linke dieser Vertikalkolumnen geben die links sich anschließenden Vertikalreihen an, während für die rechte Vertikalkolumne die rechts sich anschließenden Vertikalreihen gehören. Der Sauerstoffgehalt in ccm bezeichnet die gesammte in dem Apparat enthaltene Sauerstoffmenge, aus dieser ist in Bezug auf den Rauminhalt des Apparates der procentische Sauerstoffgehalt berechnet. Die unter Nr. 1—4 mitgetheilten Zahlen beziehen sich auf Beobachtungen an denselben Pflanzen.

Nr.	Versuchsdauer.	Barometerdruck.	Sauerstoffgehalt.	Sauerstoffgehalt.	Durchschn. Zuwachse f. 6 Pflanz.	Durchschn. Zuwachse f. 6 Pflanz.	Sauerstoffgehalt.	Sauerstoffgehalt.	Barometerdruck.
	St.	mm	%	ccm	mm	mm	ccm	%	mm
1	24	234	6,58	90,06	**12**	6,08	175,21	16,54	588
	24	611	17,22	182,25	7,08	**9,25**	98,24	8,71	309
	24	304	8,6	96,32	**11,08**	6,65	177,23	16,87	596
	24	505	14,22	176,21	6,625	**11,25**	94,44	8,42	299
	24	303	8,53	95,54	**17,92**	6,65	178,21	16,95	602
2	12	110	3,13	34,45	**9**	5,5	87,76	8,49	298
	12	294	8,42	86,49	7,67	**9,54**	32,19	2,95	103
	12	104	2,99	32,57	**13,08**	4,54	89,82	8,78	305
	12	305	8,76	89,69	9,75	**12,08**	33,49	3,08	107
3	12	105	2,96	33,18	**7,92**	7,75	59,64	5,67	201
	12	205	5,81	60,71	7,58	**9,71**	32,75	2,93	104
	12	105	2,96	33,16	**8,17**	6,42	61,49	5,87	207
	12	202	5,76	59,80	5,95	**9,37**	32,43	2,94	103
4	6	54	1,54	16,70	**5,46**	5,75	31,36	3,08	108
	6	102	2,91	29,46	7,75	**6,125**	15,71	1,45	51
	6	49	1,4	15,09	**8**	6,25	30,82	3,06	107
	6	111	3,17	32,01	9,42	**7,46**	16,32	1,51	53

Tabelle VI.

a.

Coprinus lagopus.

(Vgl. p. 19.)

Bedeutung der Zeichen wie in Tabelle I.

Nr.	Druck.	Sauerstoffgehalt im Apparate.	Versuchs-dauer.	1	1′	2	2′	3	3′
1	3 mm	1,18 ccm		8,81		9,25		3,71	
			23 St.	8,98	**0,17**	8,98	÷	3,85	**0,14**
2	3 -	1,17 -		3,71		3,64			
			10 -	3,71	—	3,71	**0,07**		
3	9 -	3,54 -		4,20		3,99			
			36 -	3,99	÷	3,75	÷		
4	11 -	4,27 -		6,79		5,18			
			10 -	7,00	**0,21**	5,60	**0,42**		
			13 -	7,00	—	6,30	**0,70**		
5	20 -	7,94 -		7,00		4,55		6,72	
			10 -	7,35	**0,35**	4,90	**0,35**	7,00	**0,28**

b.

Durchschnittliche und durchschnittlich procentige Zuwachse für 1 Stunde.

Nr.	1	2	3	1	2	3
1	0,007	÷	0,006	0,08 %	÷	0,16 %
2	—	0,007		—	0,19 %	
3	÷	÷		÷	÷	
4	0,021	0,042		0,31 -	0,81 -	
	—	0,05		—	0,89 -	
5	0,035	0,035	0,028	0,5 -	0,77 -	0,42 -

Tabelle VII.

Helianthus annuus.

Die Erklarung zu Tab. V gilt auch für Tab. VII. In dieser sind aber auch die Zuwachse der einzelnen 6 Pflanzen, außer dem aus diesen Zuwachsen berechneten Mittelwerth angeführt. In den mit * versehenen Horizontalreihen ist der Zuwachs für 24 Stunden aus den in 23 Stunden beobachteten, in den mit ** bezeichneten Reihen aus den in 25 Stunden beobachteten Zuwachsen berechnet.

Nr.	Versuchsdauer.	Barometerdruck.	% Sauerstoffgehalt.	Sauerstoffgehalt in ccm.	1	2	3	4	5	6	Durchschn. Zuwachs für 6 Pflanz.	Durchschn. Zuwachs für 6 Pflanz.	1	2	3	4	5	6	Sauerstoffgehalt in ccm.	% Sauerstoffgehalt.	Barometerdruck.
1	*24	389	11,04	145,4	24	18,78	15,65	28,17	21,91	21,91	21,74	17,23	21,91	17,74	13,30	17,74	13,13	19,57	210,79	20,93	737,5
	24	744	20,93	211,37	21,75	18	10,75	23	16	15,25	17,46	29,625	36	29,5	24,75	24,5	24,25	38,75	98,69	9,40	334
	24	396	11,19	146,61	47,25	37	23,25	43	33	26,25	34,96	10,42	7,25	11	13	5	13,75	12,5	210,22	20,93	741
	24	737,5	20,93	207,09	29	32	30,5	35	25,5	28,5	30,08	42,25	37,25	40	47	31,5	52,75	45	103,96	10,83	382
2	12	405	2,98	30,65	4,5	3,75	7,00	4,00	5,75	3,25	4,71	2,13	2,25	0,75	2,00	3,25	1,75	2,75	209,06	20,93	738
	12	737	20,93	208,34	1,75	1,5	2,5	2,5	3,00	1,00	2,04	7,42	8,5	7,00	5,5	11,5	4,75	7,25	55,34	5,37	189
	12	222	6,31	65,07	3,25	5,25	8,00	8,50	12	7,5	7,42	7,67	11	7	6,5	7,25	4,75	9,5	208,05	20,93	736,5
	12	743	20,93	210,51	2,00	3,5	3,5	5,00	5,25	1,75	3,5	14,25	15	17,75	13	13,25	11,5	15	56,94	5,46	194
	12	199	5,61	58,68	2,75	8,25	10	13,5	15	7,75	9,54	3,25	2,75	2,25	4,5	3,25	3,25	3,5	211,96	20,93	743
	12	734,5	20,93	209,04	1,25	3,5	3,00	3,5	5,5	2,25	3,17	10	8,75	10,75	11,5	7,5	9,5	12	55,40	5,36	188
	12	194	5,53	57,33	4,5	8,5	9,5	13,5	13	6,75	9,29	2,63	2,25	2,00	3,5	2,00	2,5	3,5	209,98	20,93	734,5
	12	736	20,93	209,99	1,00	2,25	3,00	3,5	3,5	2,25	2,58	7,58	6,00	7,5	9	6,5	7	9,5	56,03	5,40	190
3	12	92	2,63	28,93	12	11,5	11,75	12,5	11	12,5	11,87	3,5	5	2,25	3,5	2,75	3,5	4	209,04	20,93	733,5
	12	733,5	20,93	209,04	3,25	3,75	4,00	4,25	3,5	5,00	3,96	7,58	10,5	4,25	4,5	8	9,5	10,5	29,21	2,65	93
	12	93	2,67	29,23	9	8,25	13	10	13,5	10	10,63	2,58	3,25	2,25	2,25	1,5	4	2,25	210,62	20,93	734
	12	734	20,93	208,32	1,75	0,75	1,5	2,75	2,75	3,25	2,13	7,67	11	3,25	6,75	7,5	9,75	7,75	29,13	2,65	93
	12	94	2,67	29,46	6,5	—	2,5	8,75	11,75	6,75	7,25	1,63	1,75	1,5	2,25	1,5	1,25	1,5	209,05	20,93	736,5
	12	740	20,93	210,5	1,75	—	2,25	1,5	1,25	2,5	1,85	5,7	9	—	4,5	5,25	6	3,75	30,67	2,77	98
	12	95	2,69	29,75	5,75	—	4,5	8,25	9,25	10	7,55	1,35	3	—	1	1	1	0,75	209,20	20,93	738,5
	12	738,5	20,93	208,77	0,5	—	1,75	2	2,25	0,75	1,45	5,65	8,5	—	4,75	5,5	7,25	2,25	27,18	2,75	97
4	12	55	1,57	16,20	6	6,5	9,5	6,5	6	6,75	5,21	4,71	4,75	5,25	6,7	4	5,5	2	209,04	20,93	733,5
	12	734	20,93	209,64	1,5	4,25	3,5	4,25	2,75	3,25	3,25	7,96	7,25	9,5	6,25	6,5	9,25	9	15,29	1,48	52
	12	52	1,48	15,30	10	7,5	9,25	9,25	5,25	9,5	8,46	3,92	2,5	2,5	2,75	3,5	3,75	2,5	208,89	20,93	734
	12	734	20,93	208,32	1,25	1,75	3	3,25	1,25	1,75	2,04	7,25	8	8,5	4,5	5,5	9	8	15,84	1,54	54
5	*24	9	0,26	2,82	10,43	8,87	11,48	7,04	10,96	9,39	9,69	8,49	14,64	6,78	6,26	11,83	3,13	8,35	210,20	20,93	737,5
	24	744	20,93	212,25	8,25	7,5	6,5	6,25	18,25	11	9,625	12,775	12,5	19,5	9,75	14,75	8,25	12	6,40	0,56	20
	24	13	0,37	4,09	14,5	14,25	12,5	11	4	14	11,71	7,79	14,75	7	5,25	9,25	3	7,5	211,80	20,93	741
	**24	737,5	20,93	213,13	6,96	4,32	2,88	4,8	7,44	6,96	5,56	6,28	6,48	7,68	7,68	6	2,64	7,2	5,65	0,59	18
6	*24	5	0,14	1,57	3,65	4,09	4,7	9,39	3,13	5,22	5,04	16,62	13,57	17,74	14,64	14,64	17,22	21,94	210,06	20,93	738
	24	742,5	20,93	210,79	10,5	13	8	4,5	9,25	7	8,71	8,5	12	8	7,5	6	11,5	6	1,25	0,11	4
	24	5	0,14	1,56	5,75	4,5	4	6,5	4,75	8	5,58	7,5	5	8,25	10,5	11,5	2	7,75	209,29	20,93	741,5
	24	736	20,93	205,37	9,5	13,5	11,5	5,25	12,25	11	10,5	4,08	5,5	5,25	5	3,5	3	2,25	1,56	0,14	5

VIII.

Über die Organisation einiger Flagellaten-Gruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien.

Von

Dr. Georg Klebs.

Mit Tafel II und III.

Unter jenen so mannigfaltigen Organismen, die auf der Grenze von Thier- und Pflanzenreich stehen, nehmen die Flagellaten eine bedeutungsvolle Rolle ein. Denn ihren Organisationsverhältnissen wie Lebenserscheinungen nach treten in ihnen thierische und pflanzliche Charaktere in inniger Vereinigung auf. So ist auch in den vergangenen Jahrzehnten das Gebiet der Flagellaten ein Hauptkampfplatz gewesen für das Ringen nach prinzipiellen Unterschieden des thierischen und pflanzlichen Lebens. Doch gehört dieser Prinzipienstreit schon der Geschichte an; sein Resultat ist, dass eine absolute Grenze zwischen Thieren und Pflanzen, nach der man früher suchte, nicht vorhanden ist. Die Frage für die vorhandenen Übergangsformen lautet dahin: schließen sich dieselben ohne Zwang an genau ihrer Stellung nach bekannte Organismen, seien es Thiere oder Pflanzen, an, oder bilden sie eine eigene Gruppe abseits von beiden? Denn es erscheint nicht nothwendig, dass alle noch zweifelhaften Organismen zu einer der beiden Klassen gehören müssen; der Gedanke Häckel's an ein besonderes Zwischenreich der Protisten entspricht unseren jetzigen Kenntnissen. Zur Entscheidung dieser Fragen ist aber die genaue Erforschung der Organismen selbst nöthig und bezüglich der Flagellaten stehen wir erst in den Anfängen unseres Wissens.

Nachdem [1]) einige ältere Forscher, besonders O. F. Müller [2]), einzelne der hieher gehörigen Formen beschrieben hatten, war es Ehrenberg [3]), der

1) Nur die Hauptmomente in der Geschichte der Flagellatenkunde will ich hier hervorheben, eine ausführliche Darstellung findet man in den Werken von Claparède und Lachmann, ferner von Stein.

2) O. F. Müller, Animalcula Infusoria fluviatilia et marina. Hafniae 1786.

3) Ehrenberg, Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. Leipzig 1838.

in seinem umfassenden Werke auch für die Flagellaten die Grundlage schuf. Sie zählen bei ihm zu den Polygastrica anentera, den darmlosen Magenthieren, neben vielen anderen jetzt zu den Algen gerechneten Formen. Dujardin[1] trat sehr bald den Anschauungen Ehrenberg's betreffs der hohen Organisation der Infusionsthierchen entgegen und gründete ein neues System, das hauptsächlich auf den verschiedenen Formen der Bewegungsorgane beruht. Seine dritte Ordnung umfasst Infusorien »pourvus d'un ou plusieurs filaments flagelliformes, servant d'organes locomoteurs — sans bouche«; er rechnete dazu die Familien: Monadiens, Volvociens, Dinobryens, Thecamonadiens, Eugleniens, Peridiniens. Durch die Vereinigung dieser Familien zu einer Gruppe wurde Dujardin der Gründer der Flagellaten-Ordnung; die Bezeichnung »Flagellata« hat sie erst später durch Cohn[2] erhalten. Die Ansichten von Dujardin wurden besonders durch die Arbeiten von Siebold[3] bald allgemein angenommen, der im Anschluss an die neue Zellentheorie den Nachweis für die Einzelligkeit der Infusorien lieferte. Zu diesen stellte er auch die Flagellata, sie als Astoma bezeichnend, von denen er aber die Volvocineen ausschloss, weil sie von ihm als Algen betrachtet wurden. Dieser Ansicht stimmten auch die Botaniker bei und durch die schönen Arbeiten von Cohn, A. Braun u. A. wurden die Volvocineen bald sorgfältig erforscht. Erst Stein hat wieder versucht, ihre thierische Natur nachzuweisen.

Wohl manche Beiträge zur Kenntniss der geißeltragenden Infusorien wurden in den folgenden Jahrzehnten geliefert, so von Focke, Perty, Schmarda, Fresenius. Doch handelte es sich wesentlich um Beschreibungen neuer Formen, oft in unzulänglicher Weise. Perty, Weisse, besonders Cohn und Carter suchten auch die Organisation und Entwickelungsgeschichte näher kennen zu lehren. Im Allgemeinen wurden die Flagellaten am meisten von allen Infusionsthierchen Ehrenberg's vernachlässigt. Claparède[4] und Lachmann[4] behandeln in ihrem großen Werke die Flagellaten ganz nebenbei; ausführlicher gehen sie nur auf die Peridineen ein, für die sie eine besondere Klasse, die der Cilioflagellaten, gründen. Erst Cienkowski fing an, durch sorgfältige Beschreibung und besondere Berücksichtigung der Entwickelungsgeschichte Licht und Klarheit in das Chaos der Flagellatenformen zu bringen. In der einen Arbeit[5] lehrte er einige Monaden

1) Dujardin, Histoire naturelle des Zoophytes-Infusoires. Paris 1841.

2) Cohn in Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IV. 1853. S. 273.

3) Siebold, Dissertatio de finibus inter regnum animale et vegetabile constituendis. Erlangen 1844; id. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere. Bd. I. Berlin 1848; id. Über einzellige Pflanzen und Thiere in Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. I. 1849.

4) Claparède et Lachmann, Études sur les Infusoires. Genève et Bâle 1868.

5) Cienkowski, Beiträge zur Kenntniss der Monaden. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. I. 1865.

kennen, zu dem Resultate gelangend, dass man sie, so ähnlich sie auch gewissen Entwickelungszuständen von Algen seien, wegen ihrer thierischen Ernährungsweise doch besser zu den Thieren rechnen müsse. In zwei[1] anderen Abhandlungen gab er eine vergleichende Entwickelungsgeschichte einiger gefärbter Flagellaten, wie Euglena, Cryptomonas, Vacuolaria, Colacium und einiger Palmellaceen, und kam zu dem Schlusse, dass die ersteren zu den letzteren gehörten. Doch drang Cienkowski nicht mit dieser Ansicht durch, wenigstens bekümmerten sich die Botaniker nicht um diese Wesen, die von den Zoologen meist als zweifelhafte Thiere angesehen wurden. Häckel[2] stellte sie in seinen Systemen zu den Protisten, sie von den Infusorien trennend. Im Jahre 1878 erschien das große Werk von Stein[3] über die ganze Gruppe, das leider bisher unvollendet ist, indem es nur eine Hälfte des allgemeinen historischen Theils nebst den sämmtlichen Abbildungen mit ihren Erklärungen enthält. Stein fasst die Flagellaten in dem Umfange wie Dujardin und stellt sie als unterste Klasse zu den Infusorien. Es ist nicht nöthig, auf Stein's Anschauungen ausführlicher hier einzugehen. Seine Ansicht, dass die Flagellaten, einschließend die Volvocineen, deshalb Thiere seien, weil sie einen Mund, einen Kern und eine kontraktile Blase besitzen, ist nicht haltbar. Anzuerkennen ist, dass Stein zahlreiche neue Beobachtungen gemacht, vor allem durch seine guten Zeichnungen aus dem Gewirre unbestimmbarer Flagellaten klar erkennbare Formen ausgeschieden hat. So muss sein Werk die Grundlage für die weitere Forschung bilden. Leider ist Stein nicht auf dem von Cienkowski angebahnten Wege fortgeschritten. Seine entwickelungsgeschichtlichen Angaben, beruhend auf willkürlicher Kombination gewisser nebeneinander vorkommender Formen, nicht gegründet auf fortlaufende Beobachtung, sind sehr anfechtbar, erweisen sich oft als unrichtig. Auch gegen sein System, besonders die Umgrenzung der Familien, lässt sich vieles einwenden. Gleichzeitig mit der Arbeit von Stein erschien eine andere von Bütschli[4], der von einer Anzahl von Flagellaten sehr sorgfältige Beschreibungen lieferte. Dann ist später noch eine ausführliche Monographie der Peridineen von Bergh[5] erschienen, der sie im Sinne von Claparède und Lachmann als eine Mittelgruppe zwischen Flagellaten und Ciliaten auffasst.[6]

---

1) Cienkowski, Über einige chlorophyllhaltige Gloeocapsen. Bot. Ztg. 1865; id. Über Palmellaceen und Flagellaten. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. VI. 1870.

2) Häckel in Monographie der Moneren. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. IV. 1868. S. 115—122; ferner ebenda Bd. VII. 1873. S. 559, Bd. VIII. S. 29.

3) Fr. Stein, Der Organismus der Infusionsthiere. Abtheilung III. Die Naturgeschichte der Flagellaten. 1. Hälfte. Leipzig 1878. (citirt Stein III. 1. S.)

4) Bütschli, Beiträge zur Kenntniss der Flagellaten etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX. 1878.

5) Bergh, Der Organismus der Cilioflagellaten. Morph. Jahrbuch Bd. VII. 1882.

6) Eine sehr brauchbare Übersicht der bekannten Flagellaten hat Eyferth gegeben

Von zahlreichen Forschern sind einzelne Flagellaten bei anderer Gelegenheit erwähnt und je nach den subjektiven Anschauungen bald als Thiere, bald als Pflanzen, bald als zweifelhafte Wesen betrachtet worden. Bis auf die heutige Zeit schwanken diese merkwürdigen Formen zwischen dem Thier- und Pflanzenreich hin und her. Obwohl zu ihnen die allerverbreitetsten, in zahllosen Schaaren vorkommenden Bewohner unserer süßen Gewässer gehören, zählen sie in Bezug auf Organisation und Entwickelungsgeschichte zu den sehr wenig erforschten Organismen.

In der folgenden Arbeit ist es versucht worden, von einigen gut charakterisirten Flagellaten ein Bild ihrer Organisation und wesentlichen Lebenserscheinungen zu entwerfen, und im Anschluss daran ihre systematische Stellung klarzulegen. Den Hauptheil der Arbeit nimmt die Monographie der euglenaartigen Organismen ein; einige andere Flagellaten sind nur insoweit behandelt worden, um die Verwandtschaftsverhältnisse der Euglenen zu Algen und Infusorien in das richtige Licht zu setzen. Den Schluss der Abhandlung bildet eine Darlegung der Organisation der Süßwasser-Peridineen.

Die Arbeit ist seit längerer Zeit theils in Straßburg, theils in Würzburg neben anderen fortgeführt, in ihren wesentlichen Theilen im botanischen Institut von Tübingen vollendet worden; den betreffenden Instituts-Direktoren, Herrn Professor A. de Bary, Herrn Geheimrath J. von Sachs und Herrn Professor Pfeffer möchte ich hier meinen Dank aussprechen für die gütige Überlassung ihrer Institutsmittel, insbesondere Herrn Professor Pfeffer für die reiche Unterstützung durch Rath und Literatur während des letzten Theils der Arbeit.

Die Monographie der Euglenaceen.

I. Geschichte und allgemeine Umgrenzung der Familie.

Als sechste Familie seiner darmlosen Magenthiere bezeichnete Ehrenberg [1]) die Astasiaea, d. h. Thiere ohne Darmkanal mit vielen Magenzellen, ohne Panzer und ohne besondere Körperanhänge mit einer einzigen Öffnung und fähig, willkürlich ihre Gestalt zu verändern. Zu dieser Familie rechnete er die Gattungen Astasia, Amblyophis, Euglena, Chlorogonium, Colacium, Distigma. Die sog. Kontraktilität des Körpers hob Ehrenberg als einen Hauptcharakter der Astasiaeen hervor; doch zählte er auch starre, sonst

in seinen »Schizophyten und Flagellaten«. Braunschweig 1879; in dem System schließt er sich enge Stein an.

1) Ehrenberg, Inf. S. 100.

gleich gebaute Formen dazu. Dujardin [1]) trennte die starren Euglenen von den andern ab, und nahm für sie die Gattung Phacus an, welche mit Cryptomonas, Diselmis, Trachelomonas etc. seine Familie der Thecamonadiens bildete. Die Euglenen wurden charakterisirt: animaux de forme très-variable, pourvus d'un tégument contractile et d'un ou plusieurs filaments flagelliformes, servant d'organes locomoteurs. Die Familie umschließt Euglena-, Astasia-Formen, die neuen Gattungen Peranema, Zygoselmis, Heteronema, Polyselmis, welche mit Ausnahme der ersten nur farblose Formen enthalten. Perty [2]) schloss sich enge Dujardin an, jedoch führte er wieder die Bezeichnung Ehrenberg's Astasiaea ein, beschrieb eine neue Gattung Eutreptia und beschränkte die Familie der Thecamonadina auf die Trachelomonasformen, denen er aber andere Namen als Ehrenberg gab. Cienkowski [3]) dagegen vereinigte Euglena und Colacium mit den Palmellaceen. Stein [4]) ging wieder mehr auf Dujardin zurück; seine Familie der Euglenida setzt sich zusammen aus Euglena, Trachelomonas, Colacium und der neuen Gattung Ascoglena. Die farblosen, früher dazu gerechneten Formen bilden bei ihm die Familie der Astasiaea; Phacus und die neue Gattung Chloropeltis die Chloropeltida.

Neben diesen Forschern, die sich spezieller mit Systematik beschäftigt haben, sind einzelne Euglenaformen auch von anderen untersucht worden, besonders Euglena viridis. Cohn [5]) kam zu dem Resultat, dass letztere sich verhalte, wie ein Chlamydococcus, jedoch wegen der Energie ihrer Kontraktilität zu den Thieren zu rechnen sei. Manche guten Beobachtungen finden sich bei Carter [6]), der die Euglenen für Pflanzen, die Astasiaarten für Thiere erklärte. Hofmeister [7]), neuerdings Schmitz [8]), der die Chlorophyllkörper einiger Arten beschrieb, stimmen mit Cienkowski darin überein, die Euglenen zu den Algen zu stellen.

In der Familie der Euglenaceen vereinige ich hier die Gattungen Euglena, Eutreptia, Trachelomonas, Phacus, Colacium, Ascoglena, ferner einige Astasieen Stein's und Menoidium, das Stein zu den Scytomonaden rechnet. Der Zusammenhang dieser Formen wird aus der folgenden Darlegung sich ergeben.

In der allgemeinen Übersicht der Organisation der Euglenaceen sollen

1) Dujardin, Hist. S. 327, 347.

2) Perty, Zur Kenntniss kleinster Lebensformen. Bern 1852. S. 160.

3) Cienkowski in Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. VI. S. 426—428.

4) Stein III. 1. S. X.

5) Cohn, Nachträge z. Naturg. des Protococcus pluvialis. Nova Acta Leop. T. XXII. 2. 1850. S. 747; ferner ebendaselbst T. XXIV. 1. 1854. S. 208.

6) Carter, Notes on the Freshwater Infusoria of the Island of Bombay. Ann. and Mag. of Nat. Hist. Ser. II. Vol. XVIII. 1856; ferner ebendaselbst Ser. II. Vol. XX. 1857; Ser. III. Vol. II. 1858; Ser. IV. Vol. III. 1869.

7) Hofmeister, Die Pflanzenzelle. Leipzig 1867. S. 29.

8) Schmitz, Die Chromatophoren. Bonn 1882. S. 13—14.

nur die chlorophyllhaltigen Formen berücksichtigt werden. Die farblosen Euglena-, Phacus- etc. Arten, ebenso Astasia, die für die Systematik von Bedeutung sind, werden in einem besonderen Abschnitt behandelt werden; die systematische Anordnung sämmtlicher mir näher bekannter und hierzu gerechneter Formen, dann die Erläuterung betreffs der Beziehungen zwischen Euglenaceen und Algen wie Infusorien bilden den Schluss der Monographie.

II. Die Organisation der chlorophyllhaltigen Euglenaceen.

1. Allgemeiner Bau.

Die Euglenaceen erscheinen in der Form länglich spindelförmiger Körper, die aber häufig auch platt gedrückt, bandförmig sind. So lange die normalen Bedingungen für ihr Leben vorhanden sind, befinden sich die meisten in freier Vorwärtsbewegung, deren Richtung durch einseitig einfallendes Licht beeinflusst wird; nur während des kurzen Moments der Theilung gehen sie in einen Zustand der Ruhe über. Die Bewegung wird durch eine, nur bei Eutreptia viridis durch zwei Cilien bewirkt. Viele Arten haben außerdem die Fähigkeit, Gestaltsveränderungen zu zeigen, welche Eigenschaft mit dem Ausdruck von Perty als Metabolie bezeichnet werden kann. Doch ist der Grad der Energie in diesen Bewegungen des Körpers sehr verschieden je nach den Arten; es finden sich sehr allmähliche Übergänge zu vollkommen starren Formen.

Alle Euglenaceen besitzen an der äußersten Peripherie des Körpers eine besondere, nach außen und innen scharf abgesetzte dichtere Schicht, die Membran; sie lässt sich nicht wie die Zellhaut der Pflanzenzellen durch Salzlösungen von dem Cytoplasma trennen, wohl aber durch Alkohol oder durch mechanischen Druck.

Die Membran zeigt keine Cellulosereaktionen, sondern erweist sich eiweißhaltig, unterscheidet sich aber von dem Cytoplasma selbst, außer durch ihre scharfe Abgrenzung, durch das verschiedene Verhalten gegen Quellungsmittel, Farbstoffe etc., ferner durch ihre eigene anatomische Struktur, die in einer verschieden ausgebildeten Streifung besteht. Von der Membran umschlossen findet sich das feinkörnige, oft netzige Cytoplasma[1]), das bei manchen Arten in lebhafter Bewegung begriffen ist. In ihm liegt der rundliche oder ovale Kern, sehr häufig in der Mitte des Körpers.

Die Euglenaceen zeichnen sich dadurch aus, dass sie ein hoch organisirtes Vorderende besitzen; an ihm findet sich, in das Innere ragend, ein enger Trichter, der von der Membran zum größeren Theile gebildet wird und in welchem die Basis der Cilie sitzt. Er mag als Membrantrichter bezeichnet werden. Dicht unter seinem im Cytoplasma verschwindenden

1) Vgl. über diesen Ausdruck Strasburger, Über den Theilungsvorgang der Zellkerne. Bonn 1882. S. 4.

Ende liegt das System der pulsirenden Vakuolen, bestehend in einem Flüssigkeitsbehälter, der Hauptvakuole und einer bis mehreren Nebenvakuolen, die in die erstere hineinmünden und die durch Zusammenfließen kleinerer Vakuolen hervorgehen. Der Hauptvakuole liegt der stets bestimmt geformte Augenfleck an, welcher aus einem Netz von plasmatischer Substanz und darin eingelagertem rothen Pigment zusammengesetzt ist.

Die chlorophyllhaltigen Euglenen besitzen bald bandförmig, bald scheibenförmig gestaltete Chlorophyllträger, die, verschieden angeordnet, häufig in dem peripherischen Cytoplasma in einer Schicht gelagert sind. Ein charakteristisches Stoffwechselprodukt ist das Paramylon, welches in Körnern mannigfacher Größe, Gestalt und Menge auftritt, farblos, stark lichtbrechend, im Innern weicher als gegen die Peripherie hin und konzentrisch geschichtet ist. Das Paramylon entsteht im farblosen Cytoplasma.

Alle Formen vermehren sich durch Zweitheilung, die nach dem Abwerfen der Cilie in einem Ruhestadium stattfindet und die der Länge nach durch allmählich vom Vorder- zum Hinterende fortschreitende Einschnürung vor sich geht, nachdem vorher Kern, Vakuolensystem, Augenfleck sich schon fertig getheilt haben. Ungünstige äußere Umstände veranlassen die Euglenaceen, in einen Dauerzustand überzugehen. Sowohl für denselben wie für die Theilung scheiden die meisten Arten bestimmte Hüllen aus, die in Form von zarten Häuten oder Schleimmassen erscheinen. Bei manchen finden sich auch während der Bewegung solche Hüllen.

Die grünen Euglenen ernähren sich vorzugsweise durch Kohlensäure-Assimilation unter dem Einfluss des Lichtes; möglicherweise tritt in manchen Fällen auch eine Aufnahme schon vorgebildeter, in Wasser gelöster organischer Substanz hinzu.

Die Gattungen unterscheiden sich in folgender Weise. Euglena ist frei beweglich, hat einen der Metabolie fähigen Körper, besitzt während der Bewegung keine Hülle und nur eine Cilie. Eine Euglena mit 2 Cilien bildet die Gattung Eutreptia. Euglenen, die in einer unbeweglichen, festen Hülle sitzen, gehören zu Ascoglena, solche, die mit einer spröden braunen Hülle umgeben sind und sich auch damit bewegen, zu Trachelomonas, solche, die keine Hülle haben, jedoch auf besonderen Gallertstielen befestigt sind, zu Colacium. Die Euglenen ohne Hülle mit starrem Körper bilden die Gattung Phacus. Im Weiteren sollen die einzelnen Organe der Euglenaceen, ihre Theilung und ihre sonstigen Lebenserscheinungen für sich gesondert näher behandelt werden.

2. Die Membran.

Dujardin[1]) schrieb den Euglenen ein »tégument contractile« zu, welches nach ihm bei einzelnen Arten gestreift ist. Das Tegument wurde

1) Dujardin, l. c. S. 348.

wenig berücksichtigt, die Streifung ist mehrfach beobachtet worden, so von Focke [1]), der sie bei Amblyophis viridis [2]) sah, ferner von Carter [3]), der die Streifen als Fasern ansah, die sich unter der eigentlichen Außenhaut, seiner »pellicule«, finden; die letztere ist nach ihm die äußerste dichte Schicht des Protoplasmas. Stein [4]) spricht von einer spiralig gestreiften Cuticula, an anderer Stelle [5]) bezeichnet er die Streifen als den Muskelfasern höherer Thiere vergleichbare Gebilde. Cienkowski [6]) vergleicht dagegen die beweglichen Euglenen mit Schwärmsporen, nimmt also wohl an, dass sie wie diese nur mit einer Hautschicht versehen sind; Schmitz [7]) spricht sich direkt in diesem Sinne aus.

Die äußerste Schicht des Euglenenkörpers soll als Membran bezeichnet werden, weil sie eine meist dünne, scharf nach außen wie nach innen gegen das Cytoplasma hin abgesetzte Haut vorstellt, die alle Euglenen zeitlebens umgiebt und die sich stets durch ihre streifige Struktur auszeichnet. Es findet sich in vielen Fällen nur ein deutliches System von Streifen, die spiralig bald flacher, bald steiler in der Membran verlaufen und durch Streifen geringerer Dichte von einander getrennt sind. Je nach den Arten finden sie sich in verschiedener Ausbildung; bei den einen kaum sichtbar, erscheinen sie bei anderen als deutliche Rippen, so bei Euglena oxyuris, Phacus pyrum. Außerdem tritt bei Euglena Ehrenbergii ein sehr zartes Streifensystem hervor, das das vorher erwähnte kreuzt. Zwei Streifensysteme finden sich ferner bei einzelnen Phacusarten, z. B. pleuronectes, longicauda; neben weit von einander stehenden Längsstreifen verlaufen sehr zarte, bisher übersehene Spiralstreifen. Die höchste Ausbildung erreicht die Membran bei Euglena spirogyra, besonders der Varietät fusca. Sie ist auch hier spiralig gestreift; auf diesen Streifen finden sich dicht nebeneinander kleine platt gedrückte trapezoidische Höckerchen, so dass Euglena spirogyra auf ihrer Oberfläche mit Spiralreihen von Höckern versehen erscheint. Bei Anwendung mechanischen Druckes lösen sich von den eigentlichen Membranstreifen, die unverändert bleiben, zarte farblose Fäden ab, auf denen erst die Höcker sitzen. Viel schöner heben sich die Höckerfäden von der Membran ab bei Einwirkung von Pepsin, das die letztere angreift, die ersteren nicht. Die ganze Membran, besonders in ihren

---

1) Focke, Physiologische Studien. Heft II. Bremen 1854. Taf. IV. Fig. 21.

2) Amblyophis viridis Ehbg. wird von mir im Folgenden stets als Euglena Ehrenbergii bezeichnet werden; die Begründung dafür sehe man im systematischen Theile der Arbeit nach.

3) Carter in Ann. and Mag. Ser. II. Vol. XVIII. 1856. S. 119.

4) Stein III. 1: S. 83.

5) Stein III. 1. S. 145.

6) Cienkowski in Archiv für mikrosk. Anat. Bd. VI. S. 424.

7) Schmitz, Die Chromatophoren. Bonn 1882. S. 157.

Höckern, hat Eisenoxydhydrat [1]) eingelagert, wodurch sie ihre gelbe bis fast schwarze Farbe erhält.

Die Membran der Euglenen zeichnet sich durch ihre relativ sehr geringe Fähigkeit aus, Farbstoffe einzulagern. Doch verhalten sich nicht alle Arten gleich, sondern es zeigt sich innerhalb der Artenreihe eine allmähliche Abnahme der Fähigkeit, wenn man von Euglena viridis ausgeht. Die Membran der eben genannten Art färbt sich noch deutlich mit Karminpräparaten, wenn auch gering im Verhältniss zu Cytoplasma und Kern; diejenige von Euglena deses, Ehrenbergii färbt sich sehr schwach, die der Phacusarten nicht mehr. Ähnlich verhält es sich mit Eosin, Anilinblau. Ein sehr allgemeines Färbemittel ist Hämatoxylin, in welchem die Membranen blau werden; doch verringert sich bei Phacus die Intensität der Färbung schon sehr. Blaufärbungen durch Chlorzinkjod oder Jod und Schwefelsäure, wie bei pflanzlichen Zellhäuten, gelingen nicht; die Membranen der Euglenen werden dadurch nur gelb bis braun.

Ebenso zeigt die Membran der Euglenaceen eine graduelle Verschiedenheit in der Quellungsfähigkeit. Diese ist im Allgemeinen viel geringer als diejenige von Plasma und Kern. Am quellungsfähigsten ist die Membran von Euglena viridis; mit conc. Essigsäure behandelt, verquillt sie so stark, dass nach Hinzufügen von Alkohol sie nicht mehr scharf begrenzt sichtbar ist; sie hat sich scheinbar aufgelöst [2]). Dass in der That nur eine hochgradige Quellung stattgefunden hat, zeigt sich darin, dass die Membran, wenn vorher mit absol. Alkohol behandelt, in Essigsäure zwar noch stark quillt, aber immer scharf begrenzt bleibt. Bei den nah verwandten Formen der Euglena viridis, z. B. Euglena sanguinea, verquillt die Membran nicht mehr; immer mehr nimmt ihre Quellungsfähigkeit ab bei Euglena deses, Ehrenbergii; sehr gering selbst in Kali und Schwefelsäure ist sie bei Phacus pleuronectes.

In dem Maße wie die Wassereinlagerung verändern sich auch andere physikalische Eigenschaften der Membran. Diejenige von Euglena viridis ist sehr dehnbar und stark elastisch, die Dehnbarkeit nimmt allmählich ab, bis sie bei Phacus kaum merklich ist; die Elastizität vermindert sich nicht, nimmt vielleicht noch zu. Mit dem Tode der Euglena ändern sich die Eigenschaften der Membran, die Dehnbarkeit wird bei Euglena viridis geringer, ebenso wie ihre Elastizität.

Im Zusammenhange mit der Veränderung der Quellungsfähigkeit, der Dehnbarkeit etc. zeigt sich eine allmähliche Ab- resp. Zunahme der Meta-

---

1) Dasselbe wurde nachgewiesen durch die bekannte Reaktion mit Ferrocyankalium, dem man etwas Salzsäure zugesetzt hat.

2) Kölliker (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. I. 1849. S. 18.) erwähnt von der Membran der Gregarinen, dass sie sich in Essigsäure auflöst, und hält diese Eigenschaft für ein Zeichen der thierischen Natur dieser Organismen; und allerdings von einer pflanzlichen Cellulosehaut ist ein solcher Grad der Quellungsfähigkeit bisher nicht bekannt.

bolie der Euglenen, bei der die Membran eine wichtige Rolle spielen muss. Die Euglena viridis ist sehr lebhafter Gestaltsveränderungen fähig, viel weniger schon Euglena Ehrenbergii. oxyuris, die Phacusarten entbehren vollkommen der Metabolie.

Ebenso ist das chemische Verhalten der Membran der Euglenaceen ein spezifisch und graduell verschiedenes. Besonders untersucht wurde der Einfluss von Fermenten auf die Membran und zwar des Pepsins und der Fäulnissbakterien. Bei Euglena viridis verschwindet in Pepsin die Membran nach 24 Stunden fast ganz; bei Phacusarten bleibt sie Tage lang scheinbar unverändert. Zwischen diesen Extremen giebt es alle möglichen Übergänge. Am besten verfolgt man die Wirkung der Fermente auf die Arten, welche ungefähr die Mitte halten, wie Euglena Ehrenbergii und spirogyra. Lässt man Exemplare der ersteren faulen, so hebt sich die Membran vom Körper ab, wird durchsichtiger und dünner; ein Theil ihrer Substanz wird herausgelöst, so dass im geeigneten Stadium ein zartes Häutchen übrig bleibt, und zwar häufig nicht zusammenhängend, sondern in breiten bandartigen Streifen. Dieses Häutchen färbt sich nicht mehr mit Jod, quillt sehr wenig in Kali, während die unveränderte Membran stark gelb durch Jod wird und in Kali lebhaft quillt. Das Häutchen zeigt noch deutlich die spiralig-streifige Struktur. In Pepsin (mit Salzsäure angesäuert) quillt die Membran von Euglena Ehrenbergii stark, sich dabei von dem geschrumpften Plasmakörper abhebend, wird allmählich dünner und zarter, färbt sich nicht mehr mit Jod und bleibt als ganz durchsichtige Haut zurück. Ähnlich verhält sich Euglena spirogyra; auch hier kann man durch Pepsin die Membran umwandeln in eine weder mit Jod noch Hämatoxylin sich färbende, kaum quellungsfähige Substanz mit der spiralig-streifigen Struktur. Die Höckerfäden werden vom Pepsin nicht angegriffen. Wie durch das diastatische Ferment des Speichels aus dem Stärkekorn die Granulose herausgelöst wird, die Cellulose mit der unveränderten Schichtung zurückbleibt, wird durch das peptonisirende Ferment aus der Membran der Euglenen ein Bestandtheil entfernt, ein anderer bleibt in der ursprünglichen Struktur zurück. Der erstere dürfte zu der Gruppe der Eiweißstoffe gehören, der andere, dessen chemische Natur unbekannt ist, mag als Zellhautstoff bezeichnet werden. Diese beiden Stoffe müssen, nach dem wechselnden Verhalten der Membran zu urtheilen, je nach den Species in verschiedenem Mengenverhältniss vereint sein. Bei Euglena viridis überwiegt der leichter sich färbende, stark quellende, sehr dehnbare und verdauliche Eiweißstoff, bei Phacus pleuronectes dagegen der sich nicht färbende, wenig quellende, nicht dehnbare und unverdauliche Membranstoff. Zwischen diesen Extremen bewegen sich die Membranen der anderen Arten, die verschiedensten Zwischenstufen zeigend.

Die Membran, so scharf sie sich auch von dem umschlossenen Cytoplasma unterscheidet, hängt andererseits eng mit ihm zusammen. Es gelingt nicht,

wie bei pflanzlichen Zellhäuten, das Cytoplasma davon durch Salzlösungen zu trennen, selbst wenn man gesättigte Kochsalz- oder 40%ige Chlorcalciumlösung anwendet. Am einfachsten geschieht die Trennung von Membran und Plasma, indem man durch mechanischen Druck die Membran z. B. von Euglena viridis, deses, Ehrenbergii zum Platzen bringt, wobei sie dann als scharf umschriebene Haut leer zurück bleibt, während das Plasma hinausfließt. Durch Alkohol bewirkt man ebenfalls die Trennung, am besten dann, wenn man die Euglena schon vorher getödtet hat. — Im Allgemeinen ist die Membran der Euglenen für die verschiedensten Substanzen schwer durchlässig, wodurch diesen Organismen gegenüber ungünstiger Beschaffenheit des äußeren Mediums ein gewisser Schutz verliehen ist. Selbst in sonst momentan tödtenden Mitteln, wie 1%ige Chromsäure, lebt Euglena spirogyra noch merkliche Zeit, bisweilen bis zu einer Minute; gegenüber Alkaloiden, schädlichen Farbstofflösungen [1], wie Methylgrün, Eosin, halten sich die meisten Euglenen viel länger lebend als Ciliaten, Volvocineen etc.

Bei allen Euglenaceen zeigt die Membran noch eine besondere Eigenthümlichkeit, die sehr charakteristisch für die Familie ist. An dem Vorderende des Körpers sendet sie in das Innere eine trichterförmige Falte hinein. Da, wo dieselbe sich nach innen abbiegt, erscheint das Vorderende, seitlich gesehen, lippenartig ausgerandet, von oben betrachtet, mit einer runden Öffnung durchbrochen. Die Lippe hat schon Ehrenberg gesehen. Besonders aufmerksam auf die Röhre, welche von ihr nach innen bis in die Nähe der Hauptvakuole geht, hat Stein [2] gemacht, der sie als Schlund bezeichnet, durch den die Euglene flüssige Nahrung aufnehmen soll. Von einem Schlund resp. Mund möchte ich hier deshalb nicht reden, weil mit dieser Bezeichnung die Funktion der Aufnahme fester Nahrung behauptet wird und kein Grund bisher vorliegt, eine solche dem Trichter zuzuschreiben. Stein führt keinen Grund an, und was über Ernährung der Euglene bisher von mir beobachtet worden ist, spricht nur dagegen. In der Röhre, die

1) In Nigrosin oder Indigkarmin lassen sich Euglenen viele Wochen hindurch kultiviren; den Farbstoff nehmen sie aber niemals auf. Doch ist es mir bei Euglena spirogyra gelungen, lebende Exemplare mit Hämatoxylin blau zu färben. Nicht bloß die Höckerreihen, sondern die ganze Membran war dunkelblau und die Euglenen bewegten sich unzweifelhaft und krümmten sich; ich habe diese blauen Euglena spirogyra eine Woche lang kultivirt; sie gingen sehr allmählich zu Grunde. Die betreffenden Exemplare waren zuerst mit 0,5%iger Chlornatriumlösung behandelt; dann wurde 1%ige Chromsäure zugefügt. Nach einigen Sekunden der Einwirkung wurde beides ausgewaschen und wässrige Hämatoxylinlösung hinzugesetzt. Fast sämmtliche überlebende Exemplare — es waren gegen 30 — nahmen den Farbstoff auf und behielten ihn auch nach dem Auswaschen. Später gelang mir der Versuch nicht mehr. Einfach in wässeriger Hämatoxylinlösung kultivirt, leben die Euglenen sehr lange, ohne sich aber zu färben. Es kommt wohl auf die Wirkung der Chromsäure an, die gewisse Veränderungen in der Membran hervorruft, ohne ihre wesentlichen Funktionen zu beeinträchtigen.

2) Stein III. 1. S. 23, 143. Taf. XX. Fig. 4—5, 7—9 etc.

hier die voraussetzungslose Bezeichnung als Membrantrichter tragen soll, sitzt die Cilie, die Stein unrichtigerweise von dem Rande der Lippe entspringen lässt.[1]) Am deutlichsten ist der Membrantrichter bei Euglena Ehrenbergii (Taf. II, Fig. 1—3); er verengt sich gegen die Hauptvakuole hin und verschwindet im Cytoplasma, was man am besten sieht, wenn man ihn durch Druck nach außen stülpt. Behandelt man Euglena Ehrenbergii mit Ammoniak, so bleibt der Membrantrichter in seinem oberen Theile scharf begrenzt, in seinem unteren wird er undeutlich, weil er viel stärker verquillt (Taf. II, Fig. 5). Es scheint, als wenn dieser untere Theil des Trichters, der sich auch ohne erkennbare Abgrenzung im Cytoplasma verliert, aus letzterem der Hauptsache nach besteht. Selbst bei dem vollständigsten Zurückziehen des Cytoplasmas von der Membran bleiben beide an dem Trichter untrennbar verbunden. Nicht bei allen Arten ist der Trichter so deutlich wie bei Euglena Ehrenbergii, deses (Taf. II. Fig. 4) und acus (Fig. 6); doch lässt er sich überall nachweisen. Schwieriger ist es in vielen Fällen, die Cilie in ihm sitzen zu sehen.

Aus den vorliegenden Beobachtungen ergiebt sich, dass die Membran der Euglenen durch ihre bestimmte Struktur, ihre chemischen und physikalischen Eigenschaften von dem Cytoplasma sich scharf unterscheidet, wenn sie andererseits auch eng mit ihm verbunden, wie dasselbe eiweißhaltig ist, und einen integrirenden Bestandtheil des Euglenenkörpers bildet. Es folgt auch ohne weiteres, dass sie einen andern Bau als die typische Zellhaut der Pflanzenzellen hat, bei der in den meisten Fällen sich Cellulose nachweisen, und die leicht vom Cytoplasma sich trennen lässt. Als Hautschicht, wie diese in besonderer Ausbildung[2]) bei den Schwärmsporen der Algen, bei Plasmodien[3]), als dünne Plasmamembran[4]) bei jedem pflanzlichen Protoplasmakörper in Berührung mit anderen Medien erscheint, kann man die Membran der Euglenen nicht direkt bezeichnen. Die Hautschicht geht allmählich in das Cytoplasma über, kann aufgenommen und wieder neugebildet werden. Eine wirkliche Neubildung, wie sie auch betreffs der Zellhäute bei Algen so häufig zu sehen ist, konnte bisher bei der Membran der Euglenen nicht beobachtet werden, die zeitlebens unter sehr wechseln-

---

1) In den Figuren, die Schmitz (Chromatophoren, Bonn 1882. Fig. 19 u. 20) von Euglena viridis und oxyuris giebt, ist das Verhältniss von der Cilie zu dem Membrantrichter richtig gezeichnet worden.

2) Strasburger, Studien über Protoplasma. 1876. S. 26 u. a. O.

3) Vgl. de Bary, Die Mycetozoen. 2. Aufl. S. 41; er bezeichnet sie als Randschichte und sagt von ihr, dass es zwar den Anschein habe, als sei dieselbe eine von der Grundsubstanz streng gesonderte schlauchförmige Membran, dass aber ihr Verhalten bei Druck, ferner bei den Bewegungen nicht gestatte, sie dafür zu nehmen, weil sie in die Grundsubstanz übergehen könne; er fasst sie daher als eine dichtere Schicht derselben auf.

4) Vgl. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen. Leipzig 1877. S. 123 u. a. O.

den Bedingungen dieselben umkleidet und bei der Theilung immer mitgetheilt wird. Man wird am besten die Beziehung von Membran und Hautschicht so darlegen können, dass man die erstere als eine zu einem selbständigen Organ gewordene Differenzirung der letzteren betrachtet.

Schwieriger ist es, das Verhältniss der Membran der Euglenen zu der Cuticula der Infusorien klar zu legen. Als Cuticula wird die äußerste Schicht des Infusorienkörpers bezeichnet, die nach Stein's früheren Angaben strukturlos ist und aus einer chitinähnlichen Substanz besteht; unter ihr verlaufen zarte Streifen, sehr häufig spiralig, die als unvollkommene Muskelfasern gedeutet werden. In seiner letzten Arbeit spricht Stein [2] dagegen bezüglich der Euglenen von einem Streifensystem der Cuticula selbst, vergleicht aber auch hier die Streifen den Muskelfasern höherer Thiere und giebt an, dass die Körperkontraktionen in der Richtung derselben erfolgen. Soviel ist unzweifelhaft, dass die Streifen bei den Euglenen in der Cuticula Stein's, d. h. der Membran liegen, nicht unter ihr im Cytoplasma. Schon aus diesem Grunde lässt sich der Vergleich mit Muskelfasern nicht aufrecht erhalten. Die Verlegung der Kontraktionen in diese Streifen ist aber auch deshalb nicht anzunehmen, weil bei gleichem Streifenverlauf die Kontraktionen bei den einzelnen Arten in sehr verschiedener Weise vor sich gehen. Eine aktive Verlängerung oder Verkürzung der Streifen, die in den allermeisten Fällen spiralig in der Membran verlaufen, müsste bei jeder Kontraktion eine Achsendrehung zur Folge haben, und wie es sich beobachten lässt, findet eine solche Torsion nur in den seltensten Fällen statt. Außerdem sind die Streifen um so weniger ausgebildet, je mehr metabolisch die Euglenen sind: so besitzt die Membran von Euglena viridis nur sehr zarte Streifen, während die weniger kontraktilen Formen, wie Euglena Ehrenbergii, besonders oxyuris, ferner die starren Phacusarten sehr hervortretende Streifen haben, und diese sind auch gerade die am wenigsten quellenden und die widerstandsfähigsten Theile der Membran.

Es ist möglich, ja wahrscheinlich, dass die äußerste Schicht bei den Infusorien, mag man sie als Cuticula oder als einen Theil des Exoplasmas [3] bezeichnen, sich in manchen Fällen ähnlich wie die Membran der Euglenen verhält. Ähnliche Streifungen der Cuticula [4] sind bei Infusorien beschrieben worden, während in anderen Fällen die Streifen nach den bisherigen Angaben unter der Cuticula liegen und als Muskelfasern dienen. Doch kann

---

1) Stein, Der Organismus. I. S. 57, II. S. 27—33.

2) Stein III, 1. S. 83, 145.

3) Häckel, Zur Morph. d. Inf. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. VII. 1873. S. 532.

4) Cohn, der Entdecker der Cuticula bei den Infusorien, schreibt derselben bei Loxodes Bursaria zwei sich kreuzende Streifensysteme zu (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. III. 1851. S. 263). Nach Greeff (in Wiegmann's Archiv f. Naturg. Bd. XXXVI. S. 380) besitzt auch die Cuticula von Vorticella Streifen, die Stein für Muskelfasern angesehen hat.

erst eine nähere Untersuchung das Verhältniss der Euglenen-Membran zur Infusorien-Cuticula darlegen.

3. Das System der pulsirenden Vakuolen.

Bei allen Euglenen fällt am vorderen farblosen Ende ein scharf begrenzter Raum auf, den schon Ehrenberg [1] sah und als Markknoten deutete. Dujardin, ebenso Perty erwähnen ihn nicht näher. Dicht neben dem Raume beobachtete Carter [2] zuerst eine kontraktile Blase, die ihren Inhalt in den sog. Markknoten hineingoss. Auch Claparède [3] und Lachmann beschrieben die kontraktile Blase neben ihm, Stein [4] fasst denselben als die eigentlich pulsirende Blase auf, die sich blindsackartig erweitern und wieder verengern soll; in der Figurenerklärung [5] fügt er dann zu, dass sich von dem Hauptbehälter, den er Leibeshöhle nennt, ein kontraktiler Nebenbehälter abschnüre.

Das Richtige ist, dass in dem vorderen farblosen Ende der Euglenen sich ein Flüssigkeitsbehälter findet, der als Hauptvakuole bezeichnet werden soll; in ihn münden eine bis mehrere pulsirende Nebenvakuolen.

Die Hauptvakuole verändert ihren Platz nicht unter den gewöhnlichen Bedingungen des Lebens und ist durch eine dichtere Schicht des Cytoplasmas begrenzt, die gegen die Vakuole scharf abgegrenzt ist. An der Peripherie der Hauptvakuole entsteht eine Nebenvakuole durch Zusammenfließen kleinerer Vakuolen 3. Grades, wie in ähnlicher Weise viele kontraktile Blasen der Infusorien [6] zu stande kommen. Die Nebenvakuole, zuerst bohnenförmig, wird kugelig, drückt dann die Wand der Hauptvakuole etwas ein und verschmilzt mit ihr, indem die sie trennende Plasmaschicht plötzlich reißt. Nach der Verschmelzung rundet sich die Hauptvakuole langsam ab und geht auf ihr ursprüngliches Volumen zurück. Schon während der Vergrößerung der Nebenvakuole sieht man an ihrer Peripherie einen Kranz von Vakuolen 3. Grades entstehen, die in dem Moment der Verschmelzung von Haupt- und Nebenvakuole in den soeben von der letzteren eingenommenen Raum stürzen, sich in dem Maße vergrößern, als die Hauptvakuole sich abrundet und verkleinert, und wieder zu einer Nebenvakuole verschmelzen. Das Spiel beginnt dann von neuem (Taf. II, Fig. 1).

Bei den meisten Euglenen bildet sich bei normalen Bedingungen nur eine Nebenvakuole, besonders regelmäßig bei Phacus pleuronectes; bei anderen Arten, wie Euglena deses, Ehrenbergii, finden sich mehrere, die unabhängig

1) Ehrenberg, Inf. S. 104, 105.

2) Carter, Additional Notes etc.; Ann. and Mag. of Nat. Hist. Ser. II. Vol. XX. S. 34. Taf. I. Fig. 14—15.

3) Claparede et Lachmann, Études III. S. 60. Taf. XII. Fig. 11, 14, 15.

4) Stein III. 1. S. 144.

5) Stein III, 1. Taf. XX. zu Fig. 4—6 Euglena oxyuris.

6) Vgl. z. B. Wrzesniowski in Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. V. 1869.

von einander ihren Inhalt in die Hauptvakuole gießen. Die Bildung und Verschmelzung der Nebenvakuolen geht bei den verschiedenen Euglenaceen in der gleichen Weise und sehr regelmäßig vor sich. Die Zeit, welche von der Vereinigung der einen Nebenvakuole mit der Hauptvakuole bis zu der der nächstfolgenden verläuft, bleibt bei den verschiedenen Individuen derselben Art wie auch bei verschiedenen Arten relativ sehr konstant; im Durchschnitt beträgt sie bei einer Mitteltemperatur von 18—20° C. 30 Sekunden.

Bei dem Vakuolensystem der Euglenen verhalten sich die Nebenvakuolen in ihrer Entstehung den kontraktilen Blasen vieler Infusorien ähnlich, besonders derjenigen, welche nach Stein [1]) ein rosettenförmiges Kanalsystem haben. Bei Prorodon niveus z. B. zeigt sich nach Schwalbe [2]) kurz vor der Systole ein Ring von kleinen Vakuolen, die am Ende derselben sich in den kontraktilen Behälter entleeren. Das Eigenthümliche bei den Euglenen ist die Aufsammlung des Inhalts der Nebenvakuolen in die Hauptvakuole und die geringe Entleerung der letzteren. In letzterer Beziehung kann man jene Vakuolen vergleichen, bei denen nach der Systole stets ein von scharf begrenzter Wand umschlossener wassererfüllter Raum zurückbleibt, wie bei Actinophrys Sol. [3])

Durch die zusammenhängenden Vakuolen bei den Euglenen strömt Flüssigkeit — der Hauptmasse nach wohl Wasser — von hinten nach vorn. Da nach jeder Verschmelzung der Hauptvakuole mit einer Nebenvakuole die erstere sich verkleinert, auf ihr ursprüngliches Volumen zurückgehend, muss auch aus ihr Wasser austreten. Die einfachste Annahme ist, dass dasselbe nach außen durch den Membrantrichter befördert wird; ein direkter Nachweis dafür ließ sich bisher nicht führen. Die Frage nach der Entleerung der pulsirenden Vakuolen bei den Infusorien ist noch nicht abgeschlossen; es erscheint fraglich, ob alle in gleicher Weise ihr Wasser abgeben. Für den Austritt durch eine sichtbare Öffnung liegen nur wenige sichere Beobachtungen vor [4]), die eine Verallgemeinerung nicht gestatten; jedenfalls ist die Folgerung von Stein, nach dem eine kontraktile Vakuole der Beweis für eine Öffnung ist, die er bei den Flagellaten als Mund bezeichnet, nicht zulässig. Hier bei den Euglenen lässt sich keine Öffnung

1) Stein, Der Organismus. I. S. 88.

2) Schwalbe, Über den contractilen Behälter der Infusorien. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. II. 1866. S. 359—360; vgl. auch Lieberkühn, Lebenserscheinungen der Zellen. Marburg-Leipzig 1870. S. 374.

3) Hertwig und Lesser, Über Rhizopoden etc. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. X. Suppl. S. 74.

4) Vgl. Lieberkühn, Lebenserscheinungen der Zellen. 1870. S. 374; Rossbach, Die rhythmischen Bewegungserscheinungen etc. Würzburg 1872. S. 5. In Betreff der Zenker'schen Beobachtungen an Actinophrys Eichhornii (Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. II. S. 334) vgl. auch E. Schulze daselbst Bd. X. 1874. S. 342, ferner Hertwig ebenda Bd. X. Suppl. S. 74.

beobachten, die Hauptvakuole bleibt stets scharf umgrenzt und zieht sich auch so langsam zusammen, dass schon aus dem Grunde eine Öffnung unwahrscheinlich ist. Eine solche anzunehmen, ist auch nicht nothwendig, weil einer der allgemeinsten Charaktere der meisten organisirten Substanzen darin besteht, für Wasser leicht durchlässig zu sein. Es wäre möglich, dass der Membrantrichter besonders geeignet für den Austritt des Wassers aus dem Körper ist, obwohl ein direkter Zusammenhang mit der Hauptvakuole sich bisher nicht nachweisen ließ.

Wodurch bei den Euglenen die Pulsationen der Vakuolen bewirkt werden, ist unbekannt, ebenso wie für die Infusorien. Die Ursache liegt wohl in der so räthselhaften plasmatischen Substanz, welche die Wandungen der Vacuolen bildet und sie selbst umgiebt. Es ist eigentlich selbstverständlich, dass durch Mittel, welche die Lebensthätigkeit überhaupt zur Ruhe bringen, auch die Pulsationen zum Stillstand veranlasst werden. Mit Chloroform behandelt, erstarren die Euglenen, die Vakuolen hören auf zu pulsiren. Nach Entfernung desselben treten ihre Bewegungen wieder ein. Aber auch durch einfache Salzlösungen kann man die Vakuolen in Stillstand überführen und eine merkwürdige Dilatation der Hauptvakuole zeigt sich dabei. Lässt man 0,5—1,5%ige Chlornatriumlösung auf eine Euglena Ehrenbergii allmählich einwirken, so vergrößert sich die Hauptvakuole, während die Nebenvakuolen langsamer entstehen und verschmelzen. Schließlich nimmt die kolossal dilatirte Hauptvakuole das ganze vordere Ende des Körpers ein, der Membrantrichter ist eng zusammengeschlossen (Taf. II, Fig. 2 *c*), jede Pulsation hat aufgehört; zugleich damit stehen auch die Bewegungen des Cytoplasmas still. Wäscht man die Salzlösung aus, so kehrt wieder Leben und Bewegung in normaler Weise zurück; an ein und demselben Exemplar kann man den Versuch mehrmals hintereinander machen, ohne sein Leben zu gefährden. Ebenso wie Chlornatrium wirken andere Salze wie Salpeter, Alaun, chromsaures Kali etc., ferner Zuckerlösungen, verdünntes Glycerin. Es kommt also nur auf die wasserentziehende Eigenschaft der gelösten Substanz an.

Die Hauptvakuole aller Euglenaceen verhält sich wie die von Euglena Ehrenbergii; man kann bei undurchsichtigen Formen durch Salzlösungen sich von dem Dasein der Hauptvakuole überzeugen. Doch tritt die Dilatation nur unter gewissen Bedingungen ein. Einmal darf die angewandte Lösung nicht konzentrirt sein. Bei 10% Chlornatriumlösung verkleinert sich die Hauptvakuole, indem auch ihr Wasser entzogen wird. Hervorzuheben ist, dass die Dilatation nur an lebenden Euglenen auftritt, dass getödtete, selbst nur chloroformirte, sie nicht zeigen. Lässt man die Euglenen in der verdünnten Salzlösung, so verschwindet die zuerst entstandene Vergrößerung der Hauptvakuole, die Nebenvakuolen pulsiren normal. Dies beruht auf der Fähigkeit der Euglenen, sich allmählich konzentrirteren Salzlösungen anzupassen.

Die Dilatation unter dem Einfluss der wasserentziehenden Mittel lässt sich vorläufig nicht sicher erklären. Es ist möglich, dass durch die höhere osmotische Wirksamkeit des umgebenden Mediums die Hauptvakuole unfähig wird, Wasser nach außen zu schaffen. Dadurch, dass anfangs die Nebenvakuolen noch entstehen und in sie hineinmünden, vergrößert sie sich; dies ist nur bis zu einem gewissen Grade möglich, da sehr bald das Cytoplasma durch Wassermangel erstarrt. So würde es sich erklären, warum nur lebende Euglenen die Dilatation zeigen und auch nur bei verdünnten Lösungen, da die konzentrirten momentan den Körper zum Erstarren bringen. Weiter wird man dann zu der Folgerung gedrängt, dass im normalen Leben besondere osmotische Beziehungen von Hauptvakuole und Außenwelt bei der periodischen Entleerung der ersteren mitwirken. Doch sind diese Umstände nicht allein maßgebend; denn eine Dilatation der Hauptvakuole tritt ebenso ein, wenn auch unregelmäßiger und in schwächerem Grade bei Störungen des Lebens durch Druck, hohe Temperatur.

Dass die Hauptvakuole nicht reines Wasser enthält, geht schon daraus hervor, dass wasserentziehende Mittel auch nach dem Tode der Euglenen nie die Hauptvakuole ganz zum Verschwinden bringen, selbst Alkohol nicht, sobald nicht die Plasmamembran reißt. Besondere Bestandtheile ließen sich aber bisher nicht nachweisen; auch nahm der Inhalt der Hauptvakuole keine Farbstoffe auf. [1])

Die Dilatation der Hauptvakuole durch Salzlösungen ist eine eigenartige Erscheinung, die das Vakuolensystem der Euglenen unterscheidet von dem der Infusorien. Bei diesen bewirken nach den Untersuchungen von Rossbach [2]) verdünnte Salzlösungen eine Verlangsamung und Verkleinerung der pulsirenden Vakuolen; ebenso wirken Säuren in kleinsten Gaben. Dagegen veranlassen Alkaloide eine enorme Dilatation der Vakuolen, ebenso wie Sauerstoffentziehung. Bei den Euglenen gelang es nicht, z. B. durch 0,1%ige salpetersaure Strychninlösung Gleiches hervorzurufen. Euglena Ehrenbergii erstarrt darin, lässt sich aber, wenn zeitig das Alkaloid entfernt wird, wieder ins Leben zurückrufen. In schwefelsaurem Chinin beobachtete ich nur bei Phacus pleuronectes und pyrum eine schwache Vergrößerung der Hauptvakuole; die Regel ist es nicht.

Die pulsirenden Vakuolen der Infusorien werden in neuerer Zeit mehrfach als wandungslose Zwischenräume des kontraktilen Protoplasmas definirt. [3]) Sie stellen aber jedenfalls schon eine eigenartige Differenzirung

---

1) Cohn gibt an (Beiträge zur Biol. d. Pfl. Bd. II. 1877. S. 114), dass die beiden kontraktilen Blasen von Chlamydococcus obtusus sich mit Karmin roth färbten; doch lässt sich daraus nicht entnehmen, ob sich die Plasmamembran oder die Flüssigkeit gefärbt hat, wahrscheinlich nur die erstere.

2) Rossbach, Die rhythmischen Bewegungserscheinungen etc. Würzburg 1872. S. 37.

3) Vgl. z. B. Claus, Lehrbuch der Zoologie. 1880. S. 235.

desselben vor. Rossbach [1]) zeigte, dass unter dem Einfluss der Elektrizität die Infusorien in einen tetanischen Zustand gerathen, wobei aber die kontraktile Blase in ihrem Kontraktionsmodus gar nicht verändert werde. Bei den Euglenen verhält sich das System der Vakuolen wie ein selbständiges Organ. In manchen Arten, z. B. Euglena Ehrenbergii, deses, tritt rings um die Vakuolen das Plasma durch seine stärkere Lichtbrechung, seine größere Beweglichkeit vor dem übrigen den Körper erfüllenden hervor; noch auffallender zeigt sich aber die besondere Organisation bei der Einwirkung äußerer Kräfte auf die Euglenen. Durch mechanischen Druck gelingt es bei Euglena deses, die Membran, das Cytoplasma zur Erstarrung zu bringen; Augenfleck und Chlorophyllträger fangen dann an, zu desorganisiren, während die Vakuolen noch ruhig fortpulsiren. Bei stärkerer Einwirkung hört auch ihre Pulsation auf. Nach Aufhebung des Druckes kehrt Leben zuerst wieder in die Vakuole zurück, während oft erst nach vielen Minuten die anderen Organe ihre Thätigkeit beginnen. In einem Falle war die Erstarrung in dem Momente eingetreten, als eine große Nebenvakuole dicht neben der Hauptvakuole lag. Die erste Lebensregung äußerte sich in der dünnen, beide trennenden Scheidewand, die hin und her zu zittern begann. Dann folgte die Verschmelzung, der Gang der Pulsationen wurde regelmäßiger. Es dauerte jedoch 2—3 Stunden, ehe das Cytoplasma wieder normales Leben zeigte. Bei sehr starkem Druck quellen Cytoplasma, Kern etc. in einem Grade auf, der nicht mehr rückgängig gemacht werden kann. Aber selbst bei so getödteten Exemplaren kehrt nach Aufhebung des Druckes noch Leben in die Vakuolen zurück; man sieht neben der Hauptvakuole oft mehrere Stunden lang kleine Nebenvakuolen entstehen und vergehen; doch die Entleerung ist gestört, so dass eine Dilatation der Hauptvakuole eintritt. Allmählich hört dann jedes Leben auf.

Aehnliche Versuche lassen sich auch mit Euglena Ehrenbergii machen, bei der das Plasma rings um die Vakuolen besonders beweglich ist. Nach Aufhebung des Druckes, der die Euglene erstarren machte, regen sich die Vakuolen zuerst und das Plasma um dieselbe wogt schon hin und her, während das Cytoplasma des Körpers noch starr ist.

Noch klarer als mechanischem Druck gegenüber erkennt man bei Einwirkung höherer Temperatur die Selbständigkeit des Vakuolensystems. Wie alle Lebenserscheinungen gehen auch die Pulsationen bei steigender Temperatur schneller vor sich bis zu einem gewissen Maximum, dann verlangsamen sie sich wieder. [2]) Für Euglena deses liegt das Maximum ungefähr bei 32°; von der Verschmelzung der einen Nebenvakuole bis zu der

1) Rossbach, l. c. S. 48.

2) Vgl. über die Einwirkung der Temperatur auf die kontraktilen Blasen der Infusorien die Arbeit von Rossbach; ihm gelang es nicht, Wärmestarre zu beobachten; auch Todtenstarre ist selten zu sehen, weil bei sehr hoher Temperatur die meisten Infusorien zerfließen. (Rossbach, Die rhythmischen Bewegungen. S. 24.)

der nächsten verliefen 22 Sekunden. Bei weiterem Steigen wurden die Pulsationen langsamer; bei 42° zählte ich wieder 30 Sekunden wie bei 18°. Die Euglene wurde dann bald starr; die metabolischen und die inneren Plasma-Bewegungen hatten aufgehört, das Cytoplasma zeigte Quellungserscheinungen. Bei 48° wurde die Desorganisation der Chlorophyllträger des Cytoplasmas deutlicher, jetzt verlangsamten sich auch sehr die Pulsationen. Der Membrantrichter war merkwürdig erweitert, schloss sich bei 50° plötzlich, sich eng zusammenfaltend, die Vakuolen standen still. Die Abkühlung brachte nicht mehr die Euglenen ins Leben zurück, mit Ausnahme des Vakuolensystems, das noch geringe Pulsationen zeigte. Merkwürdigerweise hatte sich auch der Membrantrichter etwas geöffnet, ein Verhalten, das vielleicht auf einen Zusammenhang des Trichters mit der Entleerung der Hauptvakuole hindeutet. Es gelingt auch, durch hohe Temperatur Membran und Cytoplasma zur vorübergehenden Erstarrung zu bringen, während die Vakuolen ruhig fortpulsiren.

Bei langsamer Einwirkung von 0,1% salpetersaurem Strychnin auf Euglena Ehrenbergii hören auch zuerst die metabolischen und inneren Plasma-Bewegungen auf, während die Vakuolen noch pulsiren. Diese erwachen bei Entfernung des Alkoloids zuerst wieder zum Leben, bei stark affizirten Individuen oft für mehrere Stunden allein funktionirend.

So sehen wir, dass das System der pulsirenden Vakuolen, so innig es auch mit dem Cytoplasma zusammenhängt, doch ein sehr wohl von ihm unterschiedenes Organ ist; es liegt nur an den unzulänglichen Methoden, den physiologischen Unterschied auf chemische und physikalische Verschiedenheiten beider zurückzuführen. Zugleich lehren aber die Versuche, dass das Vakuolensystem das widerstandsfähigste Organ der Euglene ist, das selbst nach dem Tode derselben noch eine zeitlang fortpulsirt, ein Verhalten, wie es von anderen Organen, z. B. dem Herz eines Frosches, bekannt ist. Ein weiterer Beleg für die Selbständigkeit des Vakuolensystems liegt in der Thatsache, dass es nicht durch Neubildung, sondern durch Theilung entsteht.

Es kann nicht zweifelhaft sein, dass ein so hoch ausgebildetes Organ, wie es in den pulsirenden Vakuolen entgegentritt, von wesentlichster Bedeutung für den Organismus der Euglenen ist. Doch seine besondere Funktion ist unbekannt, ebenso wie für das ähnliche Organ der Infusorien, der Schwärmsporen von Algen, Pilzen, Myxomyceten.[1] Man hat die Vakuolen theils als Zirkulationsorgan[2], neuerdings häufiger als Exkretionsorgan[3]

---

1) Über die pulsirenden Vakuolen im Pflanzenreich vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. II. S. 398.

2) Siebold, Lehrbuch der vergl. Anat. S. 21, ferner Claparède et Lachmann, Études. I. S. 51.

3) Vgl. Leydig, Lehrbuch der Histologie. 1857. S. 395.

oder Respirationsorgan[1]) aufgefasst, ohne für eine dieser Bezeichnungen entscheidende Gründe beizubringen. Mit demselben Rechte kann man annehmen, dass durch das Organ, dessen Einrichtung dahin geht, eine Strömung von Flüssigkeit im Körper hervorzurufen, damit zugleich sehr mannigfaltige Substanzen fortgeleitet werden.

4. Das Cytoplasma.

Mit diesem Ausdruck Strasburger's[2]) wird die von der Membran umschlossene, sehr stark quellbare, intensiv Farbstoffe einlagernde gelatinöse Substanz bezeichnet, die die Reaktionen der Proteinstoffe zeigt. Sie bildet die Grundmasse, von der die anderen inneren Organe wie Kern, Chlorophyllträger umgeben sind. Leider lässt sich bisher wenig über sie sagen.

Was den anatomischen Bau betrifft, so hat man vielfach in neuerer Zeit bei pflanzlichen wie thierischen Zellen eine bestimmte Struktur des Cytoplasmas gefunden, nach Flemming[3]) in der Art, dass seine Substanz aus Fäden und Zwischensubstanz besteht. Bei den Euglenen bildet dasselbe überhaupt nur ein durchbrochenes Netz mit Maschen der verschiedensten Größe, die erfüllt sind von Kern, Chlorophyllträgern, ferner den von dem Cytoplasma hervorgebrachten Substanzen, Paramylon u. a., sowie Vakuolen der mannigfachsten Größe. Inbetreff der letzteren ist zu bemerken, dass bei sehr vielen Euglenen und Phacus-Arten das Cytoplasma unter normalen Verhältnissen arm ist an größeren Vakuolen, dass solche sich aber bei Trachelomonas-Arten finden. Ob nun die zarten Cytoplasmamassen, welche die Balken des Netzes bilden, noch eine besondere Struktur besitzen, konnte nicht festgestellt werden, eben so wenig, ob die in ihnen vorkommenden Körnchen wesentliche Strukturelemente sind oder nicht.

Ueber die chemischen Eigenschaften des Cytoplasmas kann hier wenig gesagt werden; ähnlich wie Zacharias[4]) bei vielen Pflanzenzellen fand, beobachtete ich auch bei den Euglenen einen in Pepsin unverdaulichen Rückstand des Cytoplasmas, der sich ungleich dem bei gleicher Behandlung zurückbleibenden Rückstand der Membran noch deutlich mit Jod färbte. Die interessante Reaktion mit verdünnter Silberlösung, die ihre Entdecker Löw und Pokorny als Beweis für vorhandene Aldehydgruppen im Protoplasma deuten, gelang bei den freibeweglichen Euglenen nicht.[5])

---

1) Vgl. Zenker in Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. II. S. 338; ferner Cohn in Beiträge zur Biologie der Pfl. Bd. II. 1877. S. 118.

2) Strasburger, Über den Theilungsvorgang der Zellkerne etc. Bonn 1882. S. 4.

3) Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig 1882. S. 72; vgl. auch Schmitz, Untersuchungen über die Struktur des Protoplasmas etc. Sitzungsber. d. niederrhein. Ges. Bonn 1880.

4) Zacharias in Bot. Ztg. 1881. S. 171—173.

5) Herr Dr. Löw war so freundlich, mir ruhende Euglenen zu übersenden, an denen die Reaktion, wenn auch relativ schwach, sich zeigte; er schiebt die geringe Reaktionsfähigkeit auf den Mangel der Lecithineinbettung.

Betreffs seiner physikalischen Eigenschaften verhält sich das Cytoplasma der Euglenen wie das anderer pflanzlicher oder thierischer Zellen. Seine Imbibitionsfähigkeit für Wasser wechselt sehr nach den äußeren Bedingungen. Sowie nur letztere sich ungünstig gestalten, verringert sich dieselbe, das Cytoplasma scheidet Vakuolen aus. Durch mechanischen Druck, durch Alkaloide, hohe Temperatur kann man das Cytoplasma der Euglenen zu einem sehr hohen Grade desorganisiren, so dass es nur aus großen Vakuolen fast allein besteht, und doch gelingt es dann, wenn auch langsam, den normalen Zustand herzustellen. Mit einer solchen Vakuolenbildung hört die etwa vorhandene Bewegung auf. Solche innere Bewegungen, die erst später näher erwähnt werden sollen, zeigen deutlich nur einige Arten, besonders Euglena deses, Ehrenbergii etc.

Die erkennbaren Funktionen des Cytoplasmas bestehen in der Erzeugung des Paramylons, der Bildung der Hüllen, mit denen die Euglenen sich umgeben, und darin, den Zusammenhang der anderen Organe zu bewirken. Da es bisher nicht möglich war, seine Funktionen auf bestimmte von einander gesonderte Formelemente zurückzuführen, ist das Cytoplasma vorläufig als Ganzes zu betrachten; in diesem Sinne ist es als ein Organ den anderen Organen, wie Kern, Chlorophyllträger, Membran etc., von mir gegenübergestellt.

5. Der Kern.

Jede Euglene hat einen Kern, der bei einzelnen Arten schon von Ehrenberg [1]), ferner von Focke, Siebold, Carter, Stein gesehen worden ist. Siebold beobachtete bei Euglena viridis einen Nucleolus, Stein zeichnet bei allen Arten einen homogenen Kern mit Nucleolus. Der Kern erscheint als ein scharf begrenzter eiförmiger oder rundlicher Körper. Nach Flemming [2]) bestehen die Kerne der Regel nach aus dem Kerngerüst, dem Nucleolus und der Zwischensubstanz; bei manchen findet sich noch eine besondere Kernmembran. Bei Euglena Ehrenbergii bildet die Hauptmasse des sehr großen Kerns das Kerngerüst. Sowohl im Leben wie nach Einwirkung von Reagentien erscheint es zusammengesetzt, aus gleichmäßig dicken, dicht miteinander verflochtenen Fäden; doch musste es zweifelhaft bleiben, ob nur ineinander verschlungene Windungen einiger Fäden resp. eines einzigen [3]) vorhanden sind, oder ob dieselben wie die Balken eines Gerüstes

---

1) Ehrenberg, Inf. S. 103 bei Amblyophis viridis den Kern als Samendrüse deutend; bei derselben Art sah Focke ihn Phys. Stud. Heft II. 1854 S. 15. Siebold, Lehrbuch der vergl. Anat. 1848. S. 24; Carter in Ann. and Mag. of Nat. Hist. Vol. XVIII. 1856. S. 221; Stein III. vgl. Taf. XIX—XXI.

2) Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. 1882. S. 99—100.

3) Strasburger, Über den Theilungsvorgang der Zellkerne etc. Bonn 1882. S. 94, nimmt im ruhenden Zellkern nur einen einzigen, langen Faden aus Nukleoplasma an, während nach Flemming l. c. S. 100 sich meist ein Balkennetz findet.

zusammenhängen. Bei Euglena Ehrenbergii ist der Kern von einer dünnen Membran[1] umgeben, die durch Reagentien, wie verdünnte Salzsäure, Jodlösung etc., sich bisweilen sehr deutlich von dem Gerüst abhebt, und als eine zarte, homogene Haut erscheint, welche mit Jod nur blassgelb wird, während die innere Substanz tiefbraun sich färbt. Ein Nucleolus ist bei dieser Art nicht vorhanden. Bei getödtetem Kern treten nur im Innern vakuolenartige Räume auf, in denen unregelmäßig geformte dichtere Massen liegen.

Die Kerne anderer Arten zeigen Verschiedenheiten in dem Verhalten der Kernmitte gegen Reagentien; bei Euglena sanguinea finden sich 4—5 dichtere Massen; bei vielen Arten tritt nach Einwirkung der Reagentien nur ein schärfer begrenztes Körperchen hervor, welches man hier schon Nucleolus nennen könnte, besonders deutlich bei Euglena velata, spirogyra. Er färbt sich etwas intensiver wie das Kerngerüst und quillt leichter auf. Diese Arten führen zu jenen hinüber, bei denen schon der Nucleolus im Leben sichtbar ist, wie bei einzelnen Trachelomonas-Arten. Die höchste Ausbildung erreicht derselbe bei Menoidium, bei welchem er fast die Hauptmasse des Kerns bildet, während das Kerngerüst zu einer schwach lichtbrechenden, erst unter dem Einfluss von Reagentien Struktur zeigenden Masse reduzirt ist (vergl. Taf. II, Fig. 13).[2] So sehen wir innerhalb der Euglenaceen die allmähliche Ausbildung des Nucleolus vor sich gehen.

In den allgemeinen Eigenschaften verhalten sich die Kerne der Euglenen wie die meisten von anderen Organismen. Sie sind in Ammoniak, Kali, Essigsäure, verdünnter Schwefelsäure stark quellbar, lösen sich aber in keiner dieser Substanzen. Hat man den Kern vorher mit Alkohol behandelt, so ist seine Quellungsfähigkeit vermindert. Es gelingt auch z. B. bei Euglena Ehrenbergii, durch mechanischen Druck den Kern zur vorübergehenden Quellung zu bringen, so dass seine Struktur fast vollständig verschwindet, er homogen wird, ähnlich wie bei Einwirkung von Wasser. Nach Aufhebung des Druckes kehrt die Struktur wieder zurück, die Euglene lebt normal weiter. Dem Cytoplasma gegenüber, von dem der Kern stets umgeben ist, besitzt er eine gewisse Selbständigkeit. Man kann ihn aus dem Körper der Euglena oxyuris unversehrt herausdrücken, und hat man vorher sehr verdünnte Salzlösungen zugefügt, so bleibt der Kern längere Zeit vollkommen wie lebend, in seiner Struktur unverändert, und nimmt indifferente Farbstoffe, wie Indigkarmin, nicht eher auf, bis er vorher getödtet wird.

---

1) Diese Membran wurde an frei heraus präparirten Kernen nachgewiesen; ob sie den Kernen der anderen Arten zukommt, weiß ich nicht, eine dichtere peripherische Schicht findet sich immer.

2) Dieser Bau des Kerns findet sich häufiger bei anderen Flagellaten, vgl. Bütschli in Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX. S. 244, 251 u. a. O.

Durch die neueren Untersuchungen von Strasburger, Flemming, Schmitz ist es nachgewiesen, dass in allen genau untersuchten Fällen der Kern nicht neugebildet wird, sondern sich durch Theilung fortpflanzt. Das Gleiche findet auch bei dem Kern der Euglenaceen statt.

6. Die Cilie.

Mit Ausnahme der Eutreptia viridis besitzen alle Euglenaceen nur eine Cilie[1]), die schon Ehrenberg bei den meisten Arten beobachtete. Sie bildet einen fadenförmigen, nach der Spitze hin sehr allmählich verjüngten Körper von schwacher Lichtbrechung, anscheinend vollkommen homogen. Am Grunde des Membrantrichters geht sie aus dem Cytoplasma hervor (vgl. Taf. II, Fig. 3, 6), ohne dass bisher die Anheftungsstelle direkt sichtbar gewesen wäre. Die Länge der Cilie variirt je nach den Arten.

Die Substanz der Cilie ist nicht identisch mit der des Cytoplasmas, wenn auch ihm wie der Grundmasse des Kerns, der Chlorophyllträger sehr ähnlich. Die Cilie ist gleich nach dem Tode stark quellbar in Wasser, Ammoniak etc.; ist sie jedoch vorher mit wasserentziehenden Mitteln behandelt worden, so verliert sie in hohem Grade ihre Quellungsfähigkeit, weit mehr wie Cytoplasma und Kern. Sie bleibt dann unverändert in konzentrirter Essigsäure, quillt selbst wenig in Kali. Sie zeichnet sich ferner vor den genannten Organen durch ihre geringe Farbstoffeinlagerung aus. Sie färbt sich nicht mit Eosin, Karminpräparaten, Methylgrün; in Anilinblau wird sie nach 24 Stunden nur sehr zart blau; sie nimmt dagegen intensiver Hämatoxylin auf, ähnlich wie die Membran.

Die wesentliche Funktion der Cilie besteht in ihrer Mitwirkung bei der freien Vorwärtsbewegung; ohne Cilie ist dieselbe nicht möglich. Dies geht unmittelbar aus der den älteren Forschern, wie Dujardin, Perty, wohl bekannten Thatsache hervor, dass die Euglenen ihre Cilie verlieren können und dann nur durch metabolische Bewegung hin und her kriechen. Stein betrachtet die cilienlosen Euglenen als Altersformen. Doch hat der Verlust der Cilie nichts mit dem Alter zu thun, sondern ist meistens eine Folge äußerer Einwirkungen. Bei Veränderungen des die Euglenen umgebenden Mediums stirbt die Cilie sehr leicht ab und wird dann abgeworfen. Das erste Zeichen des Absterbens ist die scheibenförmige Anschwellung der Cilienspitze; fast sämmtliche Individuen der Euglena viridis, die man unter dem Deckglas beobachtet, haben diese Anschwellung, so dass ich lange glaubte, sie wäre eine normale Erscheinung.[2]) Die Cilie schwingt noch

---

1) Morren (Recherches sur la rubéfaction des eaux etc. Bruxelles 1841. Taf. IV) zeichnet zwei Cilien bei Euglena sanguinea. Diese Angabe hat sich bisher nicht bestätigt.

2) In der Litteratur findet sich eine Bemerkung bei Ehrenberg darüber, der erwähnt, dass der Arzt Werneck an der Spitze der Cilie von Euglena triquetra ein Knötchen gezeichnet habe, welches Ehrenberg selbst für eine optische Täuschung hält. (Ehrenberg, Inf. S. 112.)

lebhaft fort, selbst wenn ihre Spitze auch mit ihrer Anschwellung festklebt. Nach dem Abwerfen geht die Cilie rasch unter Vakuolenbildung zu Grunde, doch sieht man an den sehr langen Cilien der Trachelomonas-Arten nach der Trennung vom Körper noch Zusammenziehen und Strecken derselben, ein Zeichen dafür, dass sie eine gewisse selbständige Bewegung besitzen.[1])

Als Ursachen des Absterbens der Cilie wirken Sauerstoffmangel, mechanischer Druck, chemische Veränderungen des Wassers. Die Empfindlichkeit ist aber sehr verschieden je nach den Arten. Bei einigen ist sie so groß, dass man überhaupt selten die Cilie zu Gesichte bekommt. Bei Euglena Ehrenbergii genügt das einfache Hinüberbringen auf den Objektträger selbst ohne Veränderung des Wassers, um sofort die Cilie zum Absterben zu bringen. Daher ist diese Art so selten mit der Cilie beobachtet worden, auch von STEIN nicht. Andere Arten haben weniger empfindliche Cilien, so Euglena viridis, deses etc. Man kann sehr leicht jede Cilie für sich tödten, wenn man die Euglenen in verdünnte Karminsäure[2]) bringt, in der sie sehr lange aushalten. Die Cilie aber erstarrt sofort und wird abgeworfen. Ebenso wirken verdünnte Salzlösungen.

Die Cilie ist das einzige der wichtigeren selbständigen Organe der Euglene, welches immer neugebildet wird, nicht durch Theilung entsteht. Euglenen, die durch Sauerstoffmangel zur Ruhe gebracht worden sind, brauchen nur mit frischem Wasser begossen zu werden, so bilden sie neue Cilien und gehen in Bewegung über. Auch vor der Theilung verlieren die Euglenen die Cilie, doch ist es nicht nachgewiesen, ob sie auch in diesem Falle immer abgeworfen oder ob sie eingezogen wird; letzteres ist bisher nie beobachtet worden. Jede durch Theilung entstandene junge Euglene bildet für sich eine neue Cilie. Es ist sehr wahrscheinlich, dass an dem Grunde des Membrantrichters sich eine besondere Differenzirung des Cytoplasmas befindet, deren spezifische Funktion in der Neubildung von Cilien besteht.

7. Die Bewegungserscheinungen.

Bei den am höchsten ausgebildeten Arten, wie z. B. Euglena deses, Ehrenbergii, spirogyra zeigen sich Bewegungen in dreierlei Formen: freie Vorwärtsbewegung, Metabolie und innere Plasmabewegung. Die erstere kommt allen Euglenaceen zu, die zweite den Gattungen Euglena, Ascoglena, Eutreptia, Trachelomonas, Colacium, fehlt Phacus; die dritte Art der Bewegung ist bisher nur bei einigen Euglenaarten beobachtet, was auch hier nur sicher geschehen kann, wenn die anderen Bewegungen mehr oder weniger eliminirt sind.

---

1) Entsprechend der Bewegung von Spermatozoen-Schwänzen; vgl. ENGELMANN, Physiologie der Protoplasmabewegungen, Handbuch d. Physiologie. Bd. I. 1879. S. 394.

2) Dieses in Wasser lösliche Karminpräparat erhielt ich durch die Freundlichkeit des Herrn Dr. SCHWARZ.

Die Vorwärtsbewegung geschieht unter normalen Bedingungen sehr gleichmäßig; sie besteht in einem Vorrücken in gekrümmter Bahn, verbunden mit einer Rotation des Körpers um die Achse der Vorwärtsbewegung, doch so, dass das hintere Ende einen engeren, das vordere einen weiteren Bogen um die Achse beschreibt.[1]) Die Drehungsrichtung ist nicht immer konstant; bei Trachelomonas volvocina beobachtete ich sogar eine periodische Umsetzung derselben, die vielleicht allgemeiner ist. Die Art der Bewegung ist für alle Species wesentlich dieselbe, wenn sie auch sehr verschieden erscheint je nach der Schnelligkeit, dem Verhalten des Körpers dabei. Die Bewegung der fast kugelrunden Trachelomonas volvocina macht den Eindruck eines unregelmäßigen Hin- und Herrollens, langsam und ruhig zieht die große Euglena sanguinea einher, sehr flink und behend schießt die kleine Euglena pisciformis durch das Wasser, Euglena deses, lang gestreckt cylindrisch, schlängelt während der Bewegung ein wenig mit dem Körper; sehr häufig ist gerade die Erscheinungsweise während der Bewegung charakteristisch für die Species.

Im Allgemeinen ist die Vorwärtsbewegung relativ unabhängig von der Temperatur; sie geht in derselben Weise vor sich in einem Wasser von 1° C., wenn die Euglenen sich nur daran gewöhnt haben, wie in einem von 25° C. Bei höherer Temperatur tritt wohl eine Beschleunigung ein, die sich aber wegen anderer störender Momente schwer genauer beurtheilen lässt; bei einzelnen Arten, z. B. Euglena pisciformis, beobachtete ich lebhafte Drehbewegung, wie sie als charakteristische Erscheinung für Infusorien von Rossbach[2]) beschrieben worden ist. Bei 45° hört bei den meisten Euglenen die Bewegung auf, indem Wärmestarre eintritt, die nach Rossbach bei den Infusorien nicht vorkommt, wohl aber von Strasburger[3]) für Schwärmsporen beobachtet wurde. Lässt man abkühlen, so findet sich die Bewegung wieder ein, wenn auch sehr langsam, da viele Exemplare ihre Cilien verloren haben.

Auf die Wirkung des Lichtes betreffs der Bewegung wird noch später hingewiesen werden;[4]) es ist besonders die Richtung derselben, welche von ihm beeinflusst wird. Dagegen kann das Licht nicht selbst die Bewegung veranlassen. Wenn ruhende Euglenen in der Dunkelheit mit frischem Wasser begossen werden, gehen sie in Bewegung über, Licht allein vermag

---

1) Vgl. hinsichtlich der entsprechenden Bewegung der Schwärmsporen Nägeli (in Beiträge z. wiss. Botanik. Heft II, 1860. S. 88—102), der sie am sorgfältigsten bisher beobachtet hat.

2) Rossbach, Die rhythmischen Beweg. etc. 1872. S. 23.

3) Strasburger, Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jena 1878. S. 62.

4) Über die näheren Beziehungen von Licht und Bewegung bei den Schwärmsporen, an die sich darin die Euglenen anschließen, vgl. Strasburger's citirte Arbeit.

es nicht zu bewirken, eben so wenig wie sein Mangel die Euglenen direkt zur Ruhe bringt.

Über das Zustandekommen der Vorwärtsbewegung durch die Schwingungen der Cilie ist nichts Näheres bekannt.

Die beiden anderen Bewegungsarten der Euglenen, die Metabolie und die inneren Plasmabewegungen, sind anscheinend von einander unabhängige Erscheinungen. Die erstere ist schon den älteren Forschern, speziell O. F. MÜLLER[1]) bekannt gewesen und ist häufig später als Hauptgrund für die thierische Natur der Euglenen angeführt worden, so z. B. von COHN.[2]) STEIN betont mehrfach in seinem Werke, dass die metabolischen Bewegungen unzweifelhaft die Euglenen zu Thieren stempeln, obwohl keine wesentliche Verschiedenheit von den Gestaltsveränderungen der Plasmodien und Schwärmer der Myxomyceten[3]) existirt, an die sich bekanntlich die Bewegungserscheinungen vieler Pflanzenzellen sehr enge anschließen.[4])

Die Metabolie zeigt sich in sehr verschieden hohem Grade bei den einzelnen Arten, man findet mannigfache Übergänge von den sehr metabolischen Formen, wie Eutreptia, Euglena viridis, zu den ganz starren Phacus-Arten. Die Erscheinungsweise der Körperveränderungen ist ebenfalls mannigfaltig, oft für die Species bezeichnend. Euglena viridis schwillt mit Vorliebe in der Mitte an und zieht sich an den Enden dünn aus, Euglena deses liebt es dagegen, sich flach auszubreiten, ähnlich wie Euglena Ehrenbergii, die häufig auch Körpertorsionen aufweist. Euglena spirogyra krümmt sich halbmondförmig oder spiralig, Euglena oxyuris und tripteris, bei welchen die Metabolie schon sehr gering ist, beugen vorzugsweise ihr vorderes und hinteres Ende ein wenig seitwärts.

Im Allgemeinen treten die metabolischen Bewegungen vorzugsweise dann ein, wenn die freie Vorwärtsbewegung gehindert oder gestört ist. Eine Euglene unter normalen günstigen Bedingungen, schwimmt mit ausgestrecktem ruhigen Körper vorwärts, der aber Gestaltsveränderungen zeigt, sobald die äußeren Umstände in ungünstiger Weise sich verändern. Die Metabolie wird besonders lebhaft bei Wassermangel, mechanischem Druck, bei Vorhandensein schädlicher Substanzen, die die Cilie tödten, in Farbstoffen, Salzen. In verdünnten Salzlösungen (z. B. 1% Chlornatrium), ebenso auch in Indigkarmin, Nigrosin beobachtete ich bei Euglena viridis so energische Bewegungen des Körpers, wie sie in normalen Verhältnissen nicht vorkommen. Bei den sehr metabolischen Formen, wie Eutreptia, Euglena viridis, deses, treten auch während der normalen Bewegung Gestaltveränderungen ohne erkennbare äußere Ursachen auf. Solche durch innere

1) Vgl. MÜLLER, Animalcula etc. S. 126.

2) COHN in Nova Acta Leop. T. XXV. 2. 1850. S. 747.

3) Vgl. de BARY, Die Mycetozoen.

4) Vgl. HOFMEISTER, Die Pflanzenzelle. Leipzig 1867. § 8; ENGELMANN, Physiologie der Protoplasmabewegungen.

Anstöße veranlasste Bewegungen sind besonders lebhaft bei der Theilung von Euglena deses, spirogyra.

Auf welche Weise die Metabolie zu stande kommt, lässt sich nach den jetzigen Kenntnissen nicht entscheiden. Die direkte Beobachtung zeigt nur das Zusammenziehen, resp. die Ausdehnung der Membran, und als Folge davon eine Verschiebung der Cytoplasmatheile. Dujardin [1]) sprach von einem tégument contractile der Euglenen; in ähnlicher Weise nahm Kölliker [2]) eine Kontraktilität der Membran von Gregarinen an, welche Ansicht durch die Protoplasmatheorie bald in Hintergrund gestellt wurde. Es ist aber unwahrscheinlich, dass die Membran einfach nur in der Weise bei der Metabolie thätig ist, wie die Zellhäute bei der Bewegung vieler Pflanzenzellen, z. B. den Staubfäden der Cynareen [3]), d. h. nur durch ihre Dehnbarkeit und Elastizität; sie wird in selbständigerer Weise dabei mitwirken, entsprechend wie de Bary [4]) es für die peripherische Schicht der Plasmodien annimmt, die nach ihm das wesentliche Kontraktile bei der Metabolie derselben vorstellt. Denn die Membran der Euglene ist ein wachsendes, sich theilendes, Eiweißsubstanz enthaltendes Organ, dessen physikalische Eigenschaften mit seinem Tode verändert werden, indem Dehnbarkeit und Elastizität bei den metabolischen Arten vermindert wird, während die Cellulosehäute auch nach dem Tode ihrer Zellen ihre wesentlichen Eigenschaften bewahren. Doch kann erst eine genauere Untersuchung über die Rolle von Membran und Cytoplasma bei den Gestaltveränderungen des Körpers Aufschluss geben.

Die inneren Plasmabewegungen werden nur dann deutlich, wenn die Metabolie gehemmt ist; sie finden sich aber, so weit bekannt, nur bei metabolischen Arten, wie z. B. Euglena deses, Ehrenbergii etc. Wenn man die letztere unter dem Druck des Deckglases hält, vermindert sich die Metabolie sehr stark, man beobachtet jetzt das Hin- und Herströmen des Cytoplasmas, ein Gleiten mit wechselnder Schnelligkeit und Richtung der in ihm befindlichen Theile, wie Körnchen, Chlorophyllträger etc. Eine ruhende Schicht [5]), wie sie bei den Plasmabewegungen in Pflanzenzellen existirt, ist bei den Euglenen nicht vorhanden; bis dicht an der innern Fläche der Membran sieht man Bewegung. Es ist bemerkenswerth, wie die Strömung des Cytoplasmas weniger durch ungünstige äußere Einflüsse verändert wird, als die Metabolie. Nicht allein dem Druck, sondern auch höherer Temperatur gegenüber verhält es sich so; bei 40° hatte die Metabolie der Euglena deses aufgehört, während die Plasmabewegungen noch bis 45° beobachtet wurden. Auch bei Exemplaren von Euglena Ehrenbergii, die

1) Dujardin, l. c. S. 348.

2) Kölliker in Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. I. 1849. S. 18.

3) Vgl. Pfeffer, Physiologische Untersuchungen. Leipzig 1873. S. 139.

4) de Bary, Die Mycetozoen. 2. Aufl. S. 47.

5) Vgl. Hofmeister, Pflanzenzelle. S. 34.

einige Minuten in 0,1%ige salpetersaure Strychninlösung gebracht worden waren, und die nach dem Entfernen des Alkaloids wieder ins Leben zurückgerufen werden konnten, war während der nächsten 6—8 Stunden keine Metabolie zu beobachten, wohl aber sehr bald Strömung des Cytoplasmas.

Alle diese mannigfaltigen Bewegungsformen der Euglenen, wie Metabolie, Plasma-, Cilienbewegung, die rhythmischen Pulsationen der Vakuolen reagiren verschieden den äußeren Einflüssen gegenüber, und erweisen sich als getrennt für sich verlaufende Lebensprozesse, wenn es auch noch nicht gelungen ist, sie auf die ihnen eigenthümlichen chemischen und physikalischen Vorgänge zurückzuführen.

8. Der Augenfleck.

Ehrenberg hat bei den meisten seiner Astasiaeen einen rothen Pigmentfleck am vorderen Ende des Körpers nachgewiesen, ihn als lichtempfindendes Organ deutend. Man hat später bei zahllosen anderen Formen, besonders den Schwärmsporen von Algen, diesen Augenfleck beobachtet, ohne ihn bisher näher zu untersuchen.

Der Augenfleck der Euglenen ist ein durch seine äußere Form, wie innere Struktur, sowie durch seine chemischen Eigenschaften wohl charakterisirtes Organ. Er hat eine feste Stellung dicht an der Wandung der Hauptvakuole, und ist immer scharf abgegrenzt von dem umgebenden Cytoplasma. Seine Gestalt variirt je nach den Arten, bleibt aber für ein und dieselbe sehr konstant. Bei Euglena acus bildet der Augenfleck eine hellrothe Scheibe (Taf. II, Fig. 6 *o*), ähnlich bei Euglena deses (Fig. 4 *o*). Bei vielen Arten ist er etwas gekrümmt, bald an einem bald an beiden Seitenrändern, bald uhrglasartig gebildet. Sehr groß, sich der Wölbung der Hauptvakuole in seiner Form anschließend, ist er bei Euglena Ehrenbergii (Fig. 1, 2 *o*). Hier sind seine Ränder vielfach wie eingerissen; doch ist zu bemerken, dass der Augenfleck nie eine ganz glatte, sondern eine unebene Kontur besitzt.

Der Augenfleck erscheint zusammengesetzt aus zweierlei Substanzen, einer plasmatischen Grundmasse, die ein feines Netzwerk bildet, und einem Pigment, das in Form tröpfchenähnlicher Körperchen die Maschen desselben ausfüllt. Die plasmatische Substanz erkennt man an ihrer Bewegungsfähigkeit und ihrem Verhalten äußeren Reizen gegenüber. Wenn man Euglena Ehrenbergii mit 1%iger Chlornatriumlösung behandelt, so tritt, wie früher besprochen, die Dilatation der Hauptvakuole ein. Der Augenfleck, ihr dicht anliegend, wird mitgedehnt und breitet sich zu einer fast flachen Scheibe aus. Man beobachtet jetzt, wie die Pigmenttheilchen weiter auseinander gezerrt werden durch die Dehnung der sie umgebenden Plasmamasse, man sieht zugleich deutliche Formveränderungen an dem Rande des Augenflecks. Einzelne Stücke reißen sich los, runden sich, kaum getrennt,

für sich ab; Fortsätze werden ausgetrieben. Bei dem Auswaschen der Chlornatriumlösung und der Volumabnahme der Hauptvakuole zieht sich auch der Augenfleck zusammen, seine vorspringenden Ränder werden eingezogen, die früher getrennten Stücke vereinigen sich oft wieder; kurz, er verhält sich wie bewegliches Cytoplasma. In Quellungsmitteln, wie Ammoniak, Kali, quillt die Substanz des Augenflecks oft derartig, dass sie gesprengt wird, und die Pigmenttheilchen, frei geworden, lebhafte Molekularbewegung zeigen. Auch durch mechanischen Druck kann man den Augenfleck, wie das Cytoplasma, zur Aufquellung bringen; bei Euglena spirogyra gelingt es, ihn durch Druck zu zersprengen, wobei die Euglene selbst noch weiter fortleben kann. Durch die Einwirkung der Alkaloide, insbesondere des Strychnins, leidet bei manchen Arten der Augenfleck zuerst in deutlicher Weise, z. B. bei Euglena deses, die sich mehrere Stunden in 0,1%iger Lösung hält. Sehr bald aber wird der Augenfleck dunkelbraun, zerfällt oft in mehrere Stücke, die ihre Stelle an der Hauptvakuole verlassen. Ein ähnliches Zerfallen beobachtete ich bei Euglena oxyuris, während der Augenfleck von Euglena spirogyra sehr widerstandsfähig gegen Strychnin ist. Bei hoher Temperatur fließen die Pigmenttheilchen zusammen und werden missfarbig.

Den zweiten Bestandtheil des Augenflecks bildet das Pigment, eine durch ihre mikrochemischen Reaktionen ausgezeichnete Substanz. Die Farbe schwankt zwischen ganz hellen bis sehr dunkeln Tönen von Roth. Das Pigment ist löslich in Alkohol, Äther, bleibt unverändert in Ammoniak, Kali, Essigsäure, färbt sich mit Jod, Eisenchlorid schwarzblau, wird durch Schwefelsäure dunkel indigblau, durch Salpetersäure himmelblau.

Cohn[1]) machte zuerst darauf aufmerksam, dass der Augenfleck von Euglena viridis sich mit Jod blau färbt, wie in gleicher Weise der rothe, ölartige Stoff, der in Euglena sanguinea auftritt. Die gleiche Reaktion zeigte auch der rothe Farbstoff, der in den meisten Dauerzuständen der Algen vorhanden ist, ferner bei Chlamydococcus pluvialis.[2]) Cohn[3]) bezeichnete dieses Pigment als Hämatochrom und sprach die Ansicht aus, dass dasselbe in genetischer Beziehung zum Chlorophyll stehen müsse, und Jeder wird ihm dabei zustimmen, der das Entstehen des Farbstoffs mit dem Zurücktreten des Chlorophylls bei der Bildung der Dauerzustände, und sein Verschwinden und das gleichzeitige Wiederauftreten des Chlorophylls

---

1) Cohn in Nova Acta Leop. T. XXII. 1850. S. 645 u. 733.

2) Cohn l. c. S. 639—647; vgl. ferner de Bary, Ber. d. naturf. Ges. Freiburg 1856. S. 222; id. Morph. u. Phys. d. Pilze. 1866. S. 11; Cienkowski in Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. III. 1867. S. 277.

3) Cohn, Beiträge zur Phys. der Phyco. u. Flor. in Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. III. 1867. S. 44.

bei der Keimung derselben verfolgt hat.[1]) ROSTAFINSKI[2]), der den Farbstoff genauer untersucht hat, fand, dass man durch Alkohol die Trennung eines rothen von einem gelben Bestandtheile hervorrufen kann; der letztere löst sich leicht in kaltem Alkohol, der erstere dagegen nur schwer oder gar nicht. ROSTAFINSKI nennt den Farbstoff Chlororufin und betrachtet ihn als ein reduzirtes Chlorophyll.

So weit man aus der Gleichheit aller mikrochemischen Reaktionen urtheilen kann, ist das Pigment des Augenflecks identisch mit dem der Dauerzustände der Algen, jedenfalls sehr nahe verwandt; ich nenne es mit COHN Hämatochrom. Wesentlich unterscheidet sich aber das des Augenflecks von dem Pigment der Algen dadurch, dass ersteres gebunden ist an bestimmte plasmatische Formelemente.

Der Augenfleck kommt bei jedem Individuum der Euglenen nur in der Einzahl vor, er bleibt erhalten während des Dauerzustandes und pflanzt sich durch Theilung fort; eine Neubildung konnte bisher nicht beobachtet werden. Aus allem geht hervor, dass er ein wichtiges Organ der Euglene bildet, aber wie die Versuche lehren, nicht ein solches, an dessen Vorhandensein die augenblickliche Existenz des ganzen Organismus hängt, wie bei den bisher besprochenen Organen, Membran, Cytoplasma, Kern, pulsirenden Vakuolen.

Wie der Name schon bezeichnet, hat EHRENBERG den Augenfleck als ein lichtempfindendes Organ angesehen. Diese Deutung ist meist angezweifelt worden, obwohl eine Reihe Gründe dafür sprechen. EHRENBERG stützt sich auf die Ähnlichkeit des Augenflecks der Euglenen mit dem der Rotatorien und dem Cyclopsauge. Es herrscht in der That zwischen diesen Organen so fern von einander stehender Organismen eine weitgehende Ähnlichkeit in Bezug auf den Pigmentfleck selbst. Er besteht bei allen aus der plasmatischen Substanz in Form eines sehr engmaschigen Netzes und dem darin eingelagerten Pigment, welches nach Löslichkeitsverhältnissen wie Reaktionen[3]) besonders mit Jod, mit Schwefelsäure sich wie Hämatochrom verhält. Bei Rotatorien und Krebsen treten aber weitere Differenzirungen[4])

---

1) KLEBS, Bot. Ztg. 1881. S. 271; ferner ROSTAFINSKI, Über den rothen Farbstoff einiger Chlorophyceen. Bot. Ztg. 1881. S. 463. Dass es in der That sehr wahrscheinlich ist, dass Hämatochrom direkt aus Chlorophyll entsteht, dafür spricht auch die Umwandlung des letzteren in das erstere bei der Verdauung von Algen durch Cyclopsarten; diese erscheinen manchmal roth gefärbt durch das in ihrem Darmkanal vorhandene Öl, das sich wie Hämatochrom seinen Reaktionen nach verhält, und oft kann man sehr verschiedene Übergangsstufen von grünen zu rothen Substanzen im Darm verfolgen.

2) ROSTAFINSKI l. c. S. 465.

3) Für Räderthierchen schon von DE BARY, Morph. u. Phys. d. Pilze. 1868. S. 11 nachgewiesen, ferner von CIENKOWSKI in Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. III. S. 277.

4) Vgl. LEYDIG in Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VI. 1855. S. 87—89; GEGENBAUR, Vergl. Anatomie. 1878. S. 164.

auf, die sog. Krystallstäbchen oder -Kegel, die in Verbindung mit dem Pigmentfleck stehen. [1])

Die Euglenen zeichnen sich andererseits durch hohe Lichtempfindlichkeit aus. Stahl [2]) und Strasburger [2]) haben nachgewiesen, wie Euglenen und Schwärmsporen, die ebenfalls einen Augenfleck besitzen, sowohl durch die Richtung des einfallenden Lichtes, wie durch seine Intensität beeinflusst werden. Bei sehr beweglichen Euglenen ist die Feinheit ihrer Lichtempfindung sehr groß, so dass sie momentan auf die leisesten Veränderungen des Lichteinfalls reagiren. Diese Lichtempfindlichkeit verlieren die Euglenen weder im Dunkeln [3]), noch durch höhere Temperatur, so lange sie sich nur bewegen können. Engelmann [4]) hat neuerdings gezeigt, dass sie auch von der Sauerstoffspannung bezüglich ihres Lichtsinns in hohem Grade unabhängig sind. Alle diese Thatsachen führen zu der Folgerung, dass die Euglenen eine spezifische Lichtempfindung haben. Engelmann wies nach, dass nur ihr vorderes, farbloses, mit dem Augenfleck versehenes Ende lichtempfindlich ist; nach ihm ist aber schon die Stelle vor dem letzteren für Lichtperception geeignet und er macht aufmerksam, dass der Pigmentfleck der Euglenen wohl wie die Pigmentschicht der Retina funktioniren werde.

So sprechen Gründe morphologischer wie physiologischer Art dafür,

---

1) Boll hat in seinen Arbeiten (in Archiv f. Anat. u. Phys., Phys. Abth. 1877, ebenda 1881) darauf hingewiesen, wie die vergleichende Anatomie lehrt, dass jedes Auge auf der untersten Stufe der einzelnen Typen (phylogenetisch) und im Embryo der höher stehenden Formen stets als Pigmentfleck anhebt und nicht etwa als eine Ansammlung von Stäbchen oder Zapfen. Selbst bei den Wirbelthieren bildet die Pigmentschicht sich früher, als Stäbchen- und Zapfenschicht. Es ist sehr bedeutungsvoll, dass in der Retina der Wirbelthiere bei den einen (Säugern und Fischen) in dem Pigmentepithel, bei den anderen (Reptilien und Vögeln) in der Stäbchenschicht sich eine ölartige gelbe bis rothe Substanz findet, die die gleichen Reaktionen wie das Hämatochrom zeigt. Capranica (in Archiv f. Anat. u. Phys. 1877) hat diesen Farbstoff genauer untersucht; er beschreibt die Reaktionen mit Jod, Schwefelsäure, Salpetersäure, ohne übrigens etwas von dem Hämatochrom zu wissen. Er identificirt die gelbe Substanz mit dem Lutein, welches in den Corpora lutea der Kuh, ferner im Blutserum, in den Zellen des Fettgewebes der Säuger etc. sich findet. Dieses Lutein entfärbt sich am Licht, ebenso wie das Hämatochrom. Boll (vgl. auch Angelucci, Archiv f. Anat. u. Phys. 1878) hat wahrscheinlich zu machen gesucht, dass das gelbe Öl für die Erzeugung des Sehroths in den Stäbchen verwendet wird, dass aber bei den Wirbelthieren ohne Sehroth, bei denen in den Stäbchen Lutein vorhanden ist, das letztere direkt der Licht- und Farbenempfindung diene. Den letzteren Wirbelthieren würden sich die Wirbellosen etc. anschließen. Jedenfalls weisen die gleichen Reaktionen des Lutein und Hämatochrom, das Verhältniss des letzteren zum Chlorophyll auf nahe Beziehungen zwischen thierischen und pflanzlichen Farbstoffen hin.

2) Stahl in den Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg 1878; Bot. Ztg. 1880. Nr. 24; Strasburger, Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen 1878.

3) Für Schwärmsporen nachgewiesen von Strasburger, l. c. S. 54.

4) Engelmann, Über Licht- und Farbenperception. Pflüger's Archiv. Bd. XXIX. 1882. S. 395.

den Augenfleck als ein bei der Lichtempfindung mitwirkendes Organ anzusehen, wenn auch ein direkter Beweis noch nicht geliefert ist.[1]) Es ist eine bemerkenswerthe Thatsache, dass er besonders bei denjenigen niederen frei beweglichen Organismen vorhanden ist, bei denen wegen des Chlorophyllgehalts die Lichtempfindlichkeit eine große biologische Bedeutung hat, weil durch sie die Euglenen, Volvocineen, Schwärmsporen dem ihre Ernährung nothwendig mitbedingenden Agens zugetrieben werden. Innerhalb der Reihe der Euglenaceen verändert sich nun die Ernährungsweise, die unabhängig vom Lichte wird und in der Aufnahme in Wasser gelöster organischer Substanzen besteht. Das Chlorophyll schwindet; damit wird die biologische Bedeutung der Lichtempfindung unnöthig, und wir sehen nun in der That dieselbe sich wesentlich verringern, bei den chlorophyllfreien Euglenaceen den Augenfleck rudimentär werden und schließlich ganz verschwinden.

9. Die Chlorophyllträger.

Das Chlorophyll der Euglenaceen ist stets gebunden an geformte plasmatische Körper, die Chlorophyllträger, die Ehrenberg und Perty bei manchen Arten gesehen haben, sie bald als Eier, bald als Blastien deutend. Stein hat dieselben in einzelnen seiner Figuren gezeichnet. Nähere Angaben finden sich bisher nur bei Schmitz[2]), welcher die Farbstoffträger von Euglena viridis und oxyuris untersucht hat. Nach ihm besitzen diese beiden Arten, wahrscheinlich alle der Gattung, ein oder zwei sternförmige Chlorophyllträger, jeder mit einem farblosen, kernartigen Gebilde, dem »Pyrenoid« versehen. Den sternförmigen Bau habe ich bei den von mir untersuchten Formen nicht beobachten können. Die meisten Euglenaceen besitzen runde, scheibenförmige Chlorophyllträger, so z. B. Euglena acus (Taf. III, Fig. 21), spirogyra (Fig. 13), Ehrenbergii (Taf. II, Fig. 2 *g*), oxyuris[3]) etc., sämmtliche Arten von Phacus, Trachelo-

---

1) Es gibt eine Reihe Formen, die lichtempfindlich sind, ohne dass man bisher den Augenfleck hat nachweisen können, so z. B. die Cryptomonaden, Peridineen, ferner auch farblose Chytridiumzoosporen (vgl. Strasburger, l. c. S. 42). Doch kann diese Erscheinung keinen Grund gegen die ausgesprochene Auffassung des Augenflecks abgeben; jedes Protoplasma besitzt eine gewisse Lichtempfindung, ebenso wie Kontraktilität, beide Eigenschaften sind natürlich ursprünglicher vorhanden, als die bei höheren Formen differenzirten besonderen Organe, Augen oder Muskeln. So gibt es Organismen von sehr energischer Kontraktionsfähigkeit ohne erkennbare Muskeln, ebenso auch lichtempfindliche ohne Augen.

2) Schmitz, Die Chromatophoren der Algen. Bonn 1883. S. 18—19. Fig. 19 und 20.

3) Die scheibenförmigen Chlorophyllträger der Euglena oxyuris sind so klar und deutlich, dass darüber kein Zweifel sein kann; ich weiß daher nicht, wie ich die Beobachtung von Schmitz, der zwei sternförmige, große Chlorophyllträger bei dieser Art beschreibt, deuten soll; vielleicht hat er eine andere Art als oxyuris untersucht, die Figur 20 ist zu schematisch gehalten, um über ihren Artcharakter urtheilen zu können.

monas und ebenso, worauf schon Stein und Schmitz hinwiesen, auch Colacium. Bei einzelnen Arten sind die Chlorophyllträger bandförmig, so z. B. bei Euglena deses, bei welcher sie sehr wenig in die Länge gestreckt sind und in der peripherischen Schicht des Cytoplasmas liegen. Bei Euglena sanguinea (Taf. III, Fig. 20) strahlen die Chlorophyllbänder radienartig von der Peripherie nach dem Innern des Körpers, bei Euglena pisciformis finden sich 2—4 lange, fast in der Längsachse verlaufende Bänder (Taf. III, Fig. 12). Zahlreiche solcher Chlorophyllbänder verlaufen spiralig in dem peripherischen Cytoplasma von Euglena viridis (Taf. III, Fig. 2). Bei dieser Art tritt die Eigenthümlichkeit auf, dass in der Mitte des Körpers ein Haufen dicht gedrängter Paramylonkörner liegt, zu welchem die Chlorophyllträger sowohl ober- wie unterhalb hinstrahlen. Schmitz[1]) behauptet, dass die Bänder mit dem in der Mitte des Paramylonhaufens befindlichen Cytoplasma zusammenhängen und mit ihm ein sternförmiges Chromatophor bilden. Davon habe ich mich nicht überzeugen können, dagegen gesehen, wie einzelne Bänder mit beiden Enden frei endigten. Am sichersten tritt aber die Richtigkeit meiner Ansicht bei der in Mistpfützen vorkommenden Form β olivacea von Euglena viridis hervor, die eine ganz entsprechende Anordnung der Chlorophyllbänder und ebenso den Haufen von Paramylonkörnern zeigt. Bei dieser Form aber beobachtet man bei vielen Exemplaren die Chlorophyllbänder zerschlitzt und gelappt, einzelne Lappen schnüren sich ab und bilden scheibenförmige Stücke. Man hat es auch, worauf ich später zurückkommen werde, in der Hand, die Chlorophyllbänder in runde Chlorophyllscheiben ohne bleibenden Schaden für die Euglenen selbst umzuwandeln. In der Mitte des Paramylonhaufens findet sich, wie Schmitz richtig angiebt, eine dichtere Masse des Cytoplasmas; ich kann sie aber nicht als Pyrenoid, sondern nur als eine Differenzirung des Paramylon bildenden Plasmas ansehen. Dieser Körnerhaufen befindet sich bei Euglena viridis β nicht selten im unteren Theile des Körpers; bei der Hauptform α habe ich mehrfach zwei gesehen, einen im oberen, den anderen im unteren Theile, unabhängig von der unveränderten Anordnung der Chlorophyllbänder.

Dagegen zeigen die Chlorophyllträger einzelner Arten von Euglena, ferner alle von Trachelomonas Pyrenoide, wie sie bei so vielen Algen von Schmitz genau beschrieben worden sind. Bei Euglena velata sind die Paramylonkerne, wie ich sie nennen will, am größten. In der Mitte jedes Chlorophyllbandes befindet sich eine scharf umschriebene farblose stark lichtbrechende Masse, die sich auf jeder Flächenseite des Trägers halbkugelig hervorwölbt. Mir schien stets der letztere selbst die Mitte dieser Masse zu durchsetzen, so dass sie also aus zwei durch ihn getrennten Theilen zusammengesetzt ist. Über jeder Halbkugel, dem Pyrenoid, liegt

1) Schmitz, l. c. S. 18, 41, 52.

eine dünne Schale homogener Paramylonsubstanz, fest mit ihren Rändern auf dem Chlorophyllträger sitzend (vgl. Taf. II, Fig. 7, schematischer Durchschnitt durch einen Chlorophyllträger, 7*d* Flächenansicht, 7*e* Paramylonschale). Das Pyrenoid färbt sich etwas intensiver, wie die Substanz des Chlorophyllträgers, und quillt auch stärker. Die Paramylonschale liegt nicht ganz direkt auf dem Pyrenoid, sondern es findet sich ein hell durchschimmernder Zwischenraum; doch weiß ich nicht, wodurch er gebildet wird.

Nach den Untersuchungen von Schmitz[1]) bestehen die Amylonkerne der Algen aus einem, dem Farbstoffträger eingelagerten Pyrenoid, das von einer hohlkugeligen Stärkehülle umschlossen wird. Diese befindet sich außerhalb des Pyrenoids im Innern der Grundsubstanz des Trägers, welche die hohlkugelige Schicht der Stärkekörnchen noch in dünner Lage innen auskleidet und so von dem Pyrenoid trennt. Hiernach unterscheiden sich die Paramylonkerne der Euglenen von den Amylonkernen der Algen besonders darin, dass auf jeder Seite des Chlorophyllträgers einander entsprechend Paramylonkerne liegen, dass ferner die Umhüllungsschale nicht aus Stärke, sondern aus Paramylon, und nicht aus einzelnen Körnchen besteht, sondern ein Stück bildet.

Die Paramylonkerne treten nicht bei allen Arten auf; bei Euglena deses findet sich noch in jedem Chlorophyllträger ein Pyrenoid, aber es ist nackt, ohne Paramylonschale (Taf. II, Fig. 7*a b*), ähnlich wie nach Schmitz auch bei den Farbstoffträgern von Algen, z. B. Diatomeen, nackte Pyrenoide vorhanden sind. Bei zahlreichen Arten erscheinen die Chlorophyllträger homogen, so bei Euglena Ehrenbergii, oxyuris, acus etc., den Phacusarten. Wenn man aber Quellungsmittel anwendet, so quillt die Mitte am stärksten auf und es zeigt sich ein heller, farbloser Kreis, als wenn hier ein Pyrenoid, wenn auch schwach entwickelt, vorhanden wäre. Die Art der Quellung spricht aber noch für eine andere Differenzirung in der Substanz des Chlorophyllträgers. Bei allen Arten geht die Quellung in derselben Weise vor sich, indem radiale, meist etwas geschlängelte, dichtere Streifen zwischen der Peripherie und der stark gequollenen Mitte auftreten (Taf. II, Fig. 7*a b*), getrennt durch hellere Zwischenräume. Rosanoff[2]) hat zuerst eine solche Streifung bei den Chlorophyllträgern von Bryopsis plumosa beobachtet, und Hofmeister sie als ein Zeichen einer Differenzirung in Areolen verschiedener Dichtigkeit angesehen. Schmitz[3]) hat die Streifung häufig bei absterbenden Farbstoffträgern gesehen, fasst sie aber nicht als den Ausdruck einer ursprünglichen Struktur auf. Die Streifung ist jedoch nicht direkt die Folge des Absterbens, sondern die einer Quellung; letztere

1) Schmitz, l. c. S. 36—37.

2) Rosanoff in Hofmeister's Pflanzenzelle. 1867. S. 369. Fig. 38.

3) Schmitz, l. c. S. 31.

braucht nicht nothwendig mit ersterer zusammen zu fallen. Es gelingt durch mechanischen Druck, der oft wie ein Quellungsmittel wirkt, die Streifung in den Chlorophyllträgern von Euglena deses hervorzurufen, ohne dieselbe in ihrem Leben zu schädigen. Hat der Druck nicht zu stark gewirkt, so geht nach einigen Stunden, genau wie bei dem durch Druck aufgequollenen Cytoplasma oder Kern, die Quellung zurück, das normale Aussehen zeigt sich wieder. Diese sehr charakteristische Quellungsart der Chlorophyllträger spricht ohne Zweifel für eine Differenzirung ihrer Substanz in stärker und schwächer quellungsfähige radiale Streifen. Ob die nach Einwirkung von Pikrinsäure hervortretende feinnetzige Struktur, die Schmitz für Farbstoffkörper beschreibt, eine ursprüngliche, dem Leben eigene ist, könnte zweifelhafter sein.

Die Chlorophyllträger der Euglenen vermehren sich durch Theilung, die ich hier gleich besprechen will, weil es bisher nicht möglich war, einen zeitlichen Zusammenhang mit der Theilung der anderen Organe zu erkennen. Die Theilung verläuft im Wesentlichen, wie Schmitz[1]) sie sorgfältig für die Farbstoffträger vieler Algen beschrieben hat, sowohl durch allmähliche Einschnürung, häufiger durch eine scheinbar simultane, glatte Zerschneidung. Bei Euglena deses beobachtete ich auch Theilungszustände des nackten Pyrenoids, in einigen Chlorophyllträgern war es lang gestreckt, in anderen, sonst noch ungetheilten waren zwei Pyrenoide dicht neben einander gelagert. Über die Theilung der beschalten Pyrenoide habe ich leider keine Beobachtungen. Bei den Chlorophyllbändern von Euglena viridis, die gewöhnlich glatt oder nur wenig gelappt sind, sah ich an vielen frisch aus dem Freien geholten Exemplaren einen Zerfall der Bänder in kleine unregelmäßig geformte Scheiben — wenigstens fanden sich alle möglichen Übergangsstadien.[2])

Durch die Arbeit von Schmitz ist für die Algen, durch die von Schimper[3]) und Meyer[4]) für die Phanerogamen die sehr interessante Thatsache nachgewiesen, dass in allen genau untersuchten Fällen die Farbstoffträger sich nicht neubilden, sondern durch Theilung schon vorhandener entstehen. So weit meine Beobachtungen reichen, ist dasselbe für die grünen Euglenaceen der Fall.

Die Funktion der Chlorophyllträger der Euglenen ist dieselbe, wie bei allen grünen Pflanzenzellen; sie sind es, die durch die Wirkung des Lichtes veranlasst werden, Kohlensäure zu zersetzen und organische Substanz zu bilden. Dass diese Art der Ernährung vollkommen genügt, zeigt die Kul-

1) Schmitz, l. c. S. 90—93.

2) Dieser Vorgang würde der von Schmitz beschriebenen Vieltheilung der bandförmigen Chromatophoren bei Florideen entsprechen. (Schmitz, l. c. S. 102.)

3) Schimper in Bot. Centralblatt. 1882. Bd. XII. Nr. 44; ausführliche Arbeit Bot. Ztg. 1883. Nr. 7—10.

4) A. Meyer in Bot. Centralblatt 1882. Bd. XII. Nr. 48.

tur der Euglenen. Wenn man auf ein ausgekochtes Stück Torf, das man mit einer gebräuchlichen Nährsalzlösung (z. B. der von SACHS angegebenen) getränkt hat, einige Exemplare der Euglena viridis bringt und der täglichen Beleuchtung aussetzt, assimiliren dieselben und vermehren sich sehr lebhaft, so dass nach wenigen Wochen der Torf von grüner Euglenenmasse bedeckt ist. Der Farbstoff selbst verhält sich wesentlich wie das Chlorophyll der Algen [1]), der Assimilationsprozess geht in der gleichen Weise vor sich. [2])

Eine so wichtige Rolle nun auch die Chlorophyllträger als Ernährungsorgane spielen, so hängt die augenblickliche Existenz der Euglenen nicht von ihrem normalen Befinden unmittelbar ab. Die Chlorophyllträger stellen die empfindlichsten Organe der Euglene dar, welche immer zuerst unter der Ungunst äußerer Umstände leiden. Charakteristisch für alle in die Länge gestreckten Chlorophyllträger ist es, dass sie, sobald die äußeren Bedingungen sich in ungünstiger Weise verändern, scheibenförmig werden. Sie folgen dem Abrundungsstreben ihrer plasmatischen Substanz, in diesem Falle, wenn der Zusammenhang mit dem Cytoplasma gelockert ist. Kultivirt man Euglena viridis β [3]) in verdünnter Kochsalzlösung (0,5—1%), oder in Farbstoffen, wie Eosin, Methylgrün etc., so verschwindet bei den meisten Individuen die charakteristische Anordnung der Chlorophyllbänder; sie runden sich ab, liegen dicht nebeneinander in der Peripherie des Cytoplasmas, das gleichmäßig grün erscheint; ebenso schwindet auch die Ansammlung der Paramylonkörner. An verdünnte Salzlösungen kann die Euglene sich leicht anpassen, sodass nach einigen Tagen sie ihre frühere Struktur wieder erhält. In ähnlicher Weise wirken mechanischer Druck, längerer Aufenthalt bei Lichtabschluss.

Sehr deutlich treten die Gestaltsveränderungen bei den breiten Bändern der Euglena deses auf, die sich bei Einwirkung sehr verschiedener Mittel, wie Druck, Hitze, Alkaloide, Salze, Farbstoffe abrunden und sich dabei zusammenziehen. Setzt man Euglena deses höherer Temperatur aus, so schrumpfen die Chlorophyllträger schon bei 42—45°, sind aber noch nicht getödtet, da sie durch Abkühlung wieder normal werden; doch ster-

1) Doch fällt es bei der Lösung in Alkohol auf, dass die Chlorophyllträger zuerst grasgrün werden, sodass es scheint, als wenn etwas herausgelöst wird, bevor noch das eigentliche Chlorophyll sich löst. Am meisten tritt dieses Verhalten bei der olivenfarbigen Form von Euglena viridis hervor.

2) Vgl. besonders ENGELMANN, Farbe und Assimilation. Bot. Ztg. 1883. Nr. 1.

3) Für den Versuch muss man eine größere Menge Euglenen in Salzlösungen bringen; auf dem Objektträger ist die Wirkung zu ungleichmäßig. Auch im ersteren Falle ist das Verhalten nach den Individuen mannigfach verschieden und die Einwirkung der Salzlösung zeigt sich und verschwindet in sehr verschiedener Zeit. Schwieriger als bei der Form β tritt die Abrundung bei der Euglena viridis α hervor (vgl. über die beiden Formen den systematischen Theil); aber auch hier ist es mehrfach in unzweifelhafter Weise beobachtet worden.

ben sie am frühesten von allen Organen. Kultivirt man Euglena deses in engen Glasröhren mit wenig Wasser, so werden die Chlorophyllträger zu dunkelgrünen, stark zusammengezogenen, glänzenden Massen, die allmählich absterben, indem sie missfarbig werden und noch stärker einschrumpfen, während die Euglene selbst sich noch lebhaft bewegen kann. Sowohl in diesem Falle, wie überhaupt dann, wenn die Assimilation sehr beeinträchtigt ist, treten mit der Degeneration der Chlorophyllträger rothe, ölartige Massen in dem Cytoplasma auf; es sieht so aus, als ob mehrere Augenflecke entstanden wären. Jedoch haben diese ölartigen Tropfen nichts damit zu thun, sie scheinen auch keine Beziehung zu dem Hämatochrom zu haben.[1]) Es finden sich diese Degenerationsprodukte des Chlorophylls in Euglenen, die in nährsalzarmem Wasser, in indifferenten Farbstofflösungen, wie Indigkarmin, Nigrosin, im Dunkeln kultivirt werden. (Auf Taf. III, Fig. 7 ist eine Euglena viridis abgebildet, die 5 Tage zur Sommerzeit im Dunkeln zugebracht hat, *r* das rothe Öl.) Ebenso zeigt sich das rothe Öl in Euglenen, die von Chytridien befallen worden sind, durch welche zuerst die Chlorophyllträger zerstört werden. Man beobachtet fast farblos gewordene Euglenen mit eingestreutem, rothem Öl, die sich aber noch lange fortbewegen, bis die Chytridiumzoosporen die Membran durchbrechen.

Die in dem Vorhergehenden dargelegte große Empfindlichkeit der Chlorophyllträger, die gewisse Unabhängigkeit der anderen Organe von deren Wohlbefinden oder deren Kränklichkeit erklärt, wie bei vielen Euglenen die Chlorophyllträger ganz degeneriren und verschwinden können, so dass chlorophyllfreie, saprophytisch sich ernährende Formen sich allmählich herausbilden; von ihnen wird später noch die Rede sein.

10. Das Paramylon.

Das Paramylon ist ein nie fehlendes Produkt des Stoffwechsels, welches sich aber je nach den äußeren Bedingungen in sehr verschiedener Menge findet. Einzelne der besonders ausgebildeten Körner des Paramylon hat Ehrenberg[2]) gesehen, sie theils als Eier, theils als Drüsen deutend. Focke[3]) erwähnt zuerst den Namen Paramylon. Carter[4]) beschreibt dasselbe in einzelnen Fällen als geschichtet, sieht aber die Körner als Geschlechtsorgane an. Stein[5]) hat die besonders geformten Körner richtig

1) Sie zeigen nicht die charakteristische Blaufärbung durch Jod, welches sie nur dunkelbraun färbt; eine nähere Untersuchung ist nicht vorgenommen worden.

2) Ehrenberg, l. c. S. 105.

3) Focke, Phys. Studien. Heft II. 1854. S. 13 u. 15. Nach Cohn (Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. III. 1867. S. 25) soll Gottlieb Paramylon in den grünen Euglenen zuerst konstatirt haben; er citirt aber keine Arbeit dabei; mir ist sowohl der Name des Verfassers wie seine etwaige Abhandlung nicht bekannt. Stein erwähnt ihn auch nicht.

4) Carter in Ann. and. Mag. of Nat. Hist. 1856. Vol. XVIII, p. 223, 235.

5) Stein III. 1. Vgl. Taf. XIX—XXI. S. 146.

abgebildet, und bezeichnet das Paramylon als eine der Stärke ähnliche Substanz, ohne nähere Untersuchung. Schmitz [1]) bringt dasselbe ebenfalls in nächste Beziehung zur Stärke; doch sind nach ihm die Körner des Paramylon ungeschichtet, wenn auch in ihrer Mitte mit deutlich geringerer Dichte. Die großen Paramylonkörner, die Stein bei Euglena oxyuris gezeichnet hat, sollen nach Schmitz Pyrenoide mit Pseudo-Paramylonherden sein.

Das Paramylon ist eine durch ihre mikrochemischen Reaktionen wie ihr physikalisches Verhalten wohl charakterisirte, von Stärke leicht zu unterscheidende Substanz, die stets, wie diese, in bestimmter Weise geformt und meist geschichtet erscheint. Das Paramylon tritt in sehr verschiedenen Größen auf, die Gestalt wechselt ebenfalls, alle Übergänge finden sich von einer kreisrunden bis zu einer schmal cylindrischen Form; meist sind die Körner abgeflacht, bisweilen dünn scheibenförmig. Bei einzelnen Arten kommen neben zahlreichen kleineren Körnern einige wenige, bedeutend größere vor, die dann oft eine für die Species sehr charakteristische Gestalt haben. So findet sich regelmäßig bei Euglena spirogyra [2]) ober- und unterhalb des in der Körpermitte liegenden Kerns je ein großes, ringförmiges, aber dabei in die Länge gestrecktes Paramylonkorn, ebenso bei Euglena oxyuris. [3]) Bei Euglena acus (Taf. II, Fig. 10, Taf. III, Fig. 21), intermedia (Taf. III, Fig. 1) sind die großen Paramylonkörner stabförmig. Besonders lange, oft hin und her gebogene oder knieförmig gekrümmte Stäbe liegen in dem Cytoplasma der Euglena Ehrenbergii. Bei Phacusarten walten große, rund scheibenförmige Körner vor (vgl. Taf. III, Fig. 5 und 6).

In dem chemischen Verhalten zeichnet sich das Paramylon durch seine große Widerstandsfähigkeit aus; gegenüber Salzsäure, organischen Säuren ist es indifferent, ebenso gegen Wasser, Alkohol, Äther; Salpetersäure, konzentrirte Chromsäure greifen es nur schwer und langsam an. Dagegen löst es sich leicht in Kali und Schwefelsäure; von ersterem genügt eine 6%ige Lösung, letztere muss sehr konzentrirt sein (80 Volumtheile engl. Schwefelsäure auf 100 Theile Wasser). Jod, Chlorzinkjod färben Paramylon nicht, wie schon Focke [4]) fand, ebenso wenig organische Farbstoffe. Während Stärke in Wasser, verdünnten Alkalien sehr stark aufquillt, ohne sich darin zu lösen, quillt Paramylon nur in seinen Lösungsmitteln und das

---

1) Schmitz, Chromatoph. S. 156—158.

2) Vgl. Stein III. 1. Taf. XX, Fig. 6—9.

3) Stein III. 1. Taf. XX, Fig. 4. Die Deutung von Stein, nach der diese ringförmigen Körper aus Paramylon bestehen, ist richtig; Schmitz behauptet, dass es Pyrenoide mit Pseudo-Paramylonherden sind (Chrom. S. 158); ein einfaches Zerdrücken der Euglene genügt, nachzuweisen, dass jedes ein isolirtes großes zusammenhängendes Korn darstellt, keine Herde kleinerer Körnchen. Doch zerfallen diese großen Körner nicht in kleinere, wie Stein behauptet, sie werden für sich allmählich aufgelöst.

4) Focke, Phys. Stud. S. 15. Bisweilen färben sich einige Körner durch Jod schwach gelb; die näheren Umstände sind mir nicht bekannt.

Charakteristische dabei ist, dass Quellung und Lösung fast zusammenfallen. In 5%iger Kalilösung bleiben die Paramylonkörner unverändert, in 6%iger quellen sie stark, sich sofort auflösend. Bei konzentrirteren Kalilösungen geht die Auflösung so schnell vor sich, dass eine Quellung gar nicht bemerkt wird. Ähnlich verhält sich das Paramylon gegen Schwefelsäure.

Bei der Quellung tritt die innere Struktur der Paramylonkörner deutlich hervor. Alle Körner zeigen, wie Schmitz hervorgehoben hat, einen weniger dichten, zentralen Theil; sie zeigen aber, was Schmitz verneint, konzentrische Schichtung. Bei den großen, abgeflacht cylindrischen oder scheibenförmigen Körnern ist diese Schichtung ohne Anwendung von Reagentien sichtbar (Vorderansicht Taf. II, Fig. 8 *a*, *c*, *d*). In der Seiten- und Scheitelansicht findet man den Cylinder aus parallel aneinander liegenden Platten gebildet. Man muss sich darnach vorstellen, dass ein solches Korn aus einer Anzahl dünner, flach aufeinander liegender Platten besteht, die selbst aus konzentrischen Ringen zusammengesetzt sind. Von der Peripherie nach dem Zentrum nimmt in den Ringen aller Platten der Substanzgehalt ab, der Wassergehalt zu. Lässt man quellen, am besten in konzentrirter Schwefelsäure, weil sie langsamer wirkt, als Kali, so quellen die zentralen Ringe sämmtlicher Platten am stärksten auf und wölben sich oft stark vor, während die peripherischen Theile noch unverändert sind. Durch die Quellung wird die Schichtung in den allermeisten Körnern, selbst den kleinen, sichtbar. Sehr bald tritt dann die Lösung ein, und zwar immer von innen nach außen, genau dem Gange der Quellung folgend. Bei der letzten Auflösung zeigt sich an den großen Körnern noch eine dritte Differenzirung. Die Ringe, welche die Platten bilden, bestehen selbst wieder aus mehr und weniger dichten Stellen; indem aus letzteren zuerst Substanz sich löst, bekommen die Ringe die Struktur, wie sie auf Taf. II, Fig. 8 *e* abgebildet ist.

Auch durch mechanischen Druck wird, wie bei Stärke[1]), bei den größeren Paramylonkörnern die Schichtung deutlicher; dabei treten häufig Risse ein und zwar bei den rund scheibenförmigen stets radial. Der Riss klafft stark nach außen auf (Taf. II, Fig. 8 *d*), ein Beweis, dass durch alle Platten die Schichten gegeneinander gespannt sind, und zwar in der Weise, dass von der Mitte gegen die Peripherie hin im Verhältniss der zunehmenden Dichte immer stärker die Schichten positiv gespannt sind. Die näheren Ursachen der Schichtung sind nicht untersucht worden.

Über die Entstehung des Paramylon, wie über seine Auflösung im Körper der Euglenen liegen keine genaueren Untersuchungen vor. Doch so viel lässt sich sicher sagen, dass die Paramylonkörner im Cytoplasma entstehen, nicht, wie die Stärkekörner, in direkter Abhängigkeit der Chloro-

---

1) Vgl. Nägeli und Schwendener, das Mikroskop. 2. Aufl. S. 433; Schimper in Bot. Ztg. 1881. S. 193.

phyllträger resp. Stärkebildner Schimper's; Schmitz [1]) hat schon darauf hingewiesen. Nur die Paramylonkörner der Pyrenoide der Chlorophyllträger hängen mit diesen zusammen, wenn sie auch außerhalb derselben liegen. Bei Euglena viridis findet sich, was schon erwähnt, eine Differenzirung des paramylonbildenden Cytoplasmas als eine dichtere Masse von noch nicht bestimmt abgegrenzter Form in der Mitte des Paramylonhaufens, der im normalen Leben dieser Art sich im Körper findet. Schmitz betrachtet ihn als Pyrenoid mit Pseudo-Paramylonherd.

Während die kleineren Paramylonkörner je nach den Umständen aufgelöst und wieder neugebildet werden, bleiben die großen von Euglena spirogyra, oxyuris sehr konstant vorhanden, sodass man annehmen möchte, dass an ein und demselben Korn Lösung von Paramylonsubstanz und Neubildung derselben beständig vor sich gehe. Viele dieser Körner, so besonders bei den eben genannten Arten, sind in der Mitte wie ausgehöhlt; an frei herauspräparirten hat sich keine besondere Substanz in dieser Höhlung nachweisen lassen. Dass in der That dieselbe ausgefüllt wird, die Paramylonkörner in ihrem Innern wachsen, zeigt sich bei dem Übergange der Euglena spirogyra in den Dauerzustand. In 0,1%iger Strychninlösung z. B. vegetirt diese Art wochenlang, bildet dabei kolossale Massen von Paramylon; schon in den ersten Tagen waren ihre großen, ringförmigen Paramylonkörner zu anscheinend homogenen Cylindern ausgefüllt. Bei der Theilung der Euglena spirogyra bekommt jede Tochterzelle ein großes Paramylonkorn mit, das andere muss sie sich selbst bilden. Auf welche Weise es zu stande kommt, dass von den zahlreich vorhandenen kleinen Körnern eines an der bestimmten Stelle heranwächst, ist unbekannt.

Unerklärt ist auch das Wachsthum der Paramylonkerne, die stets vorhanden sind und von denen doch auch anzunehmen ist, dass sie eine Rolle im Stoffwechsel spielen. Bei dem Übergange der Euglena velata in den Dauerzustand lagert sich auf der Innenseite der Paramylonschale, die dem Pyrenoid aufliegt, neue Paramylonsubstanz zwischen beide.

Das Paramylon hat für die Lebensprozesse der Euglenen eine ähnliche Bedeutung, wie die Stärke für so viele Pflanzenzellen. Doch lässt sich nicht, wie für die letztere, die direkte Abhängigkeit von der Assimilation so klar darlegen. Wie Sachs [2]) besonders gezeigt hat, lassen sich grüne Pflanzenzellen vollkommen stärkefrei machen, wenn man sie im Dunkeln kultivirt; dasselbe [3]) erreicht man bei der Kultur in kohlensäurefreier Luft. Diese Versuche gelingen nicht so glatt bezüglich des Paramylons. Ganz frei davon habe ich kaum eine Euglene gesehen. Doch wechselt die Quantität außerordentlich nach den äußeren Bedingungen. Nur wenige Körnchen

1) Schmitz, Chromat. S. 157.

2) Sachs in Bot. Ztg. 1864. Nr. 38.

3) Godlewski, Flora 1873. S. 382; Pfeffer, Monatsber. d. Berl. Akad. 1873. S. 784 (citirt nach Pfeffer, Pflanzenphys. I. S. 191).

fanden sich in Individuen der Euglena deses, die einige Tage in engen Glasröhren mit wenig Wasser zugebracht hatten, relativ sehr wenig Paramylon war bei Euglena viridis, die während des Sommers 5 Tage lang im Dunkeln gelebt hatte. Im normalen Leben richtet sich die Masse des Paramylons nach dem Verhältniss von Ernährung zum Verbrauch. Im Sommer bei intensivem Licht, hoher Temperatur und sonstigen guten Bedingungen ist die Bewegung sehr lebhaft, damit ein starker Verbrauch von Nahrung verbunden, in dem Cytoplasma speichert sich nur wenig Paramylon auf. In schönen Kulturen in Nährsalzlösungen erhält man lichtgrüne, zart durchsichtige Euglenen in sehr lebhafter Bewegung. Bei längeren und bei schlechten Zimmerkulturen hört die Bewegung bald auf, die Ernährung geht aber noch kräftig vor sich, Paramylon wird in großer Menge gebildet. In den Dauerzuständen ist das Cytoplasma dicht von großen Körnern erfüllt. Sobald diese ruhenden Euglenen unter günstige Bedingungen gebracht werden, erwachen sie zu kräftigem Leben und starker Bewegung, die größere Masse des Paramylons wird in den ersten Tagen aufgelöst.

In Form von Paramylon speichern sich also im Körper der Euglenen die durch die Assimilation gewonnenen Nährstoffe auf, und zwar je nach der Intensität der Lebensbewegungen in sehr wechselnder Menge.

11. Sonstige Inhaltsbestandtheile der Euglenen.

In dem Cytoplasma mancher Euglenen finden sich noch einige Substanzen, die, zum Theil nur auf wenige Arten beschränkt, im Allgemeinen noch wenig untersucht sind. Zu bemerken ist, dass die Euglenen sehr arm an farblosem Öl sind, welches oft in so großer Menge in Algenzellen vorkommt. Euglenen in lebhafter Bewegung enthalten nur selten eine ölartige Substanz, d. h. eine solche, die in Alkohol löslich ist, durch Osmiumsäure geschwärzt wird. Deutlicher beobachtet man dieselbe in den Dauerzuständen der Euglenen.

Ein eigenthümlicher Bestandtheil, der den meisten Arten zuzukommen scheint, in manchen, wie z. B. Euglena Ehrenbergii, in großer Menge auftritt, zeigt sich in Form sehr kleiner, bläulich lichtbrechender Scheibchen, die unverändert bleiben in konzentrirter Essigsäure, Kali, sehr durchsichtig in Schwefelsäure werden, aber auch nach 24 Stunden in derselben nicht verschwinden. Sie färben sich nicht deutlich mit Jod. Die Natur und Funktion dieser Gebilde ist unbekannt.

Eine sehr auffallende Erscheinung ist das Auftreten von Hämatochrom in entsprechender Weise, wie bei Chlamydococcus pluvialis. Bei einer Euglene erscheint das Pigment bisweilen in so großer Menge, dass roth gefärbte Individuen zu stande kommen. Diese Euglena sanguinea Ehrbg., die man später für eine Varietät der viridis gehalten hat, bildet eine selbstständige Art, die, nur grün gefärbt, in unsern Gewässern sehr häufig ist. Von der grünen Form unterscheidet sich die rothe nur darin, dass in ihrem

Cytoplasma neben den stets vorhandenen Chlorophyllträgern zahllose kleine Tröpfchen von Hämatochrom[1]) eingelagert sind. Je nach der Menge desselben im Verhältniss zum Chlorophyll entstehen mannigfache Übergänge der Körperfarbe von Roth in Grün. Euglena sanguinea ist als grüne Form sehr verbreitet, ihre rothe Form dagegen verhältnissmäßig selten, aber häufig konstant an ein und derselben Lokalität. Welche besondere Umstände die lebhafte Bildung von Hämatochrom bedingen, ist unbekannt. Bei keiner anderen Art ist eine ähnliche Rothfärbung beobachtet worden.[2])

Bei anderen Individuen der Euglena sanguinea fanden sich im Cytoplasma zahlreiche kleine Krystalle in Form oblonger bis quadratischer Täfelchen, unlöslich in Essigsäure, Salz-, Schwefelsäure, ferner in Kali. Näheres ist nicht bekannt.

12. Die Hüllenbildungen.

Einige der Euglenen, hauptsächlich diejenigen, welche eine hoch ausgebildete Membran besitzen, wie Euglena spirogyra, bilden zu keiner Zeit ihres Lebens besondere Hüllen. Die Mehrzahl der Arten dagegen umgibt sich unter bestimmten äußeren Verhältnissen, ferner vor der Theilung mit einer Hülle zum Schutz gegen die Außenwelt; andere, wie die Trachelomonasarten, tragen sich die längste Zeit ihres Lebens mit einer solchen Hülle herum. Die Hüllenbildungen zeigen sich in mannigfachster Weise; es gibt alle Übergänge von einer weichen, schleimigen, unbestimmt geformten Schleimhülle bis zu einer scharf umschriebenen dünnen Hauthülle, bis zu einer festen, spröden, meist besonders verzierten Panzerhülle.

Die Entstehung einer solchen Hülle lässt sich bei einigen Arten genauer verfolgen. Euglena velata ist eine große, dick eiförmige Art mit bandförmigen Chlorophyllträgern und großen Paramylonkernen in denselben. Fixirt man in Bewegung befindliche Individuen mit Osmiumsäure, fügt dann Karminsäure hinzu, so erscheinen die meisten mit einer intensiv roth gefärbten Hülle umgeben, die in einzelnen Fällen ein grobmaschiges Gewebe aus rothen Fäden darstellt, in anderen zum Theil eine homogene Masse bildet. Man findet schließlich Exemplare, auf deren Membran isolirte rothe Fäden ansitzen. Bringt man die Euglenen in verdünnte Karminsäure, so sieht man um die grünen lebendigen Wesen sofort die rothe Schleimhülle auftreten, die sie aber bald verlassen. Bei anderen beobachtet man direkt

---

1) Cohn hat zuerst auf die Gleichheit der Jodreaktion von dem Pigment des Augenflecks und dem Farbstoff der Euglena sanguinea aufmerksam gemacht, in Nova Act. Leop. T. XXII. 2. 1850. S. 732—733; ferner in Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. III. 1867. S. 44.

2) Die Angabe von Morren (in Ag. et Ch. Morren, Recherches sur la rubéfaction des eaux etc. Bruxelles 1841. S. 79), dass auch Trachelomonas roth gefärbt vorkommt, beruht auf einer Verwechselung mit Chlamydococcus pluvialis, wie aus seinen Zeichnungen und seiner Beschreibung hervorgeht.

die Entstehung derselben, indem im Moment der Berührung mit der Farbstofflösung die Euglenen zusammenzucken, sich hin und her krümmen, und indem darauf an der Peripherie ihres Körpers sofort roth sich färbende fadenartige Bildungen hervorstrahlen, von den mannigfachsten Gestalten, bald hörnchenartig oder sehnallenartig, in verschiedener Weise gekrümmt. Indem die Schleimfäden miteinander unter starker Wasseraufnahme verschmelzen, bilden sie ein weiter oder enger maschiges Netz, schließlich eine geschlossene Schleimhülle.

Zu der Bildung einer solchen kann man die Euglena velata durch sehr verschiedene Mittel zwingen, es kommt nur darauf an, die äußeren Bedingungen ungünstig zu gestalten, sei es durch Wassermangel, Salz- oder Farbstofflösungen. Hat die Euglene soeben eine Schleimhülle gebildet, kann sie sogleich eine zweite entstehen lassen; doch wird diese nur locker und ärmlich aus Mangel an sezernirter Substanz. Die Schleimfäden gehen aus dem peripherischen Cytoplasma hervor und werden durch die Membran nach außen befördert. Wenn man eine Euglena velata unter dem Deckglas platt drückt, dann Karminsäure hinzusetzt, so treten aus der Membran die rothen Fäden hervor; behandelt man dann mit Alkohol, so kann man dieselben bis zum Cytoplasma verfolgen (vgl. Taf. II, Fig. 9). Man beobachtet, wie sie mit besonderen, intensiv rothen, kugligen Stellen des peripherischen Cytoplasmas zusammenhängen, welches selbst nur zart rosa gefärbt ist, während die Membran farblos erscheint.

Die Fäden erscheinen, wenn sie soeben gebildet sind, nicht homogen, sondern im Innern weniger dicht, als an der Peripherie, und machen den Eindruck von Schläuchen. Ihre Substanz ist stark quellungsfähig, verliert aber nach Behandlung mit Alkohol diese Eigenschaft in sehr hohem Grade. Die Schleimhaut zeichnet sich durch ihre enorme Farbstoffeinlagerung aus, besonders hinsichtlich von Karminpräparaten; aber auch Nigrosin, Indigkarmin nimmt sie sehr lebhaft auf, dagegen nicht Methylgrün. In Jod wird die Hülle dunkelbraungelb.

Eine verwandte Euglenaart, sanguinea (Taf. III, Fig. 20), erscheint ebenfalls in den meisten Fällen mit einer Schleimhülle umgeben, wenn man sie mit Osmiumsäure tödtet und dann Methylgrün hinzusetzt oder direkt in letzteres bringt. Dieser Farbstoff wird von der Hüllsubstanz sehr stark aufgespeichert, wobei sie eine dunkelindigblaue Färbung annimmt. Die Hülle entsteht durch Ausscheidung zarter Fäden, die bei dieser Art sehr schnell zu einer anscheinend homogenen dicken Schleimmasse verquellen, die erst nach Alkoholbehandlung als ein feines Netzwerk sich zeigt. Bei einer ganz platt gedrückten Euglena sanguinea, deren Fähigkeit der Sekretion erschöpft war, gelang es, während sie sich noch krümmte, dicht unter der Membran rundliche Körper durch Methylgrün zu färben; sie entsprachen wohl den Bildungsstätten der Schleimfäden. Die Substanz der Hülle verhält sich wie die von Euglena velata, zeichnet sich aber da-

durch aus, dass sie sich nicht mit Karmin färbt; dagegen nimmt sie Fuchsin sehr lebhaft auf.

Die meisten Arten der Gattung Euglena lassen sich nicht momentan zu der Bildung einer Schleimhülle veranlassen, wie bei den bisher genannten. Doch sowohl bei dem Übergang in den Dauerzustand wie für die Theilung wird eine ähnliche Hülle von den Euglenen hervorgebracht. Wenn man auch nicht die Entstehung so direkt verfolgen kann, wie bei Euglena velata und sanguinea, so spricht alles dafür, dass die Hülle in gleicher Weise gebildet wird. Das Wesentliche dabei ist, dass die Membran stets scharf nach außen wie innen begrenzt und unverändert bleibt, dass von ihr selbst niemals die Bildung der Hülle ausgeht, sondern von dem Cytoplasma, welches durch die Membran die hüllenbildende Substanz ausscheidet. Diese Entstehungsweise durch Sekretion ist auch bis auf die neuere Zeit für die meisten Hüllenbildungen im Thier- und Pflanzenreich angenommen worden. Die Hüllen vieler Euglenen haben die Eigenschaft, Methylgrün aufzunehmen, aber in sehr verschiedenem Grade. In ähnlich intensiver Weise, wie bei Euglena sanguinea färbte sich die Schleimhülle einer Phacus pleuronectes-Form, die an einer Lokalität aus unbekannten Gründen sich damit umgeben hatte, während die meisten Phacusarten niemals eine solche bilden. Die Schleimhülle bestand aus dicht neben einander liegenden, radienförmig gegen den Körper des Phacus strahlenden Fäden, die durch Methylgrün dunkelblau gefärbt waren. Sehr schwach färbt sich die sehr lockere Hülle von Euglena deses, ebenso auch die von Euglena viridis. Diese Art ist eine der wenigen, bei der die Hülle bisher beobachtet war, welche sowohl [1] mit der Cystenhaut der Infusorien, als auch [2] mit den Zellhäuten der Algen, speziell Palmellaceen verglichen wurde. Euglena viridis bildet verschieden erscheinende Hüllen, je nach den äußeren Bedingungen. Geht sie aus ihrer Bewegung in Ruhe über, so scheidet sie eine zarte, dünne Haut aus, die bald, sei es nach der Theilung oder dem Hinauskriechen, verquillt, so dass bei den meist zahlreich nebeneinander vorkommenden Euglenen eine zusammenhängende, palmellaartige Masse zu stande kommt. Kultivirt man Euglena viridis in stärkeren Salzlösungen (z. B. 3—5% Salpeter), so werden in der ersten Zeit sehr feste Hauthüllen gebildet, die sich wochenlang erhalten. Lässt man dagegen die Euglenen in feuchter Luft auf Torf wachsen, so werden vorzugsweise formlose Schleimhüllen ausgeschieden. Bei dem Übergange in den Dauerzustand entstehen dicke Schleimhüllen, die oft sehr deutlich aus zahlreichen konzentrisch geschichteten Lamellen bestehen, wie bei Gloeocystis (Taf. III, Fig. 10). An manchen Lokalitäten lagert sich in der Hülle einiger, der viridis nah verwandter Formen Eisenoxydhydrat ein, sodass sie gelb gefärbt erscheinen.

1) Vgl. Cohn in Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IV. 1853. S. 274; Stein, Die Infusionsthiere auf ihre Entwickelung untersucht. Leipzig 1854. S. 6.

2) Vgl. Cienkowski, Bot. Ztg. 1865. S. 24—25.

Die höchste Ausbildung erlangt die Hülle bei der Gattung Trachelomonas. Die Arten derselben sind während des größten Theils ihres Lebens mit einer festen, spröden Hülle umgeben, mit der sie sich auch bewegen (Taf. II, Fig. 19, 20). Ehrenberg[1]) nannte dieselbe einen Panzer, Cohn[2]) bezeichnet sie als Gehäuse, Stein[3]) als Hülse und trennt sie scharf von der Cyste, worin ich ihm nicht beistimmen kann, weil beides wesentlich dasselbe ist. Diese Panzerhülle umgibt locker die in ihr sitzende Euglene, ist sehr fest, in den verschiedensten Tönen gelb bis fast schwarz gefärbt und ringsum geschlossen, bis auf eine Öffnung für den Austritt der Cilie. Wenn man die Hülle von Trachelomonas drückt, so zerbricht sie in einzelne Stücke. Diese Sprödigkeit, ebenso wie die Färbung, beruht auf der Einlagerung von Eisenoxydhydrat.[4]) Entfernt man dasselbe durch verdünnte Salzsäure, so bleibt eine dünne, weiche, quellbare Haut zurück, die sich ähnlich verhält, wie die Hülle der Euglena viridis. Die eben durch Theilung entstandenen Individuen sind nur von ihrer spiralig gestreiften Membran umgeben; während ihrer Bewegung scheiden sie eine zuerst weiche, farblose Hülle aus, die allmählich zu dem spröden Panzer sich ausbildet, der bei manchen Arten mit Stacheln und Höckern verziert ist.

Bei der Gattung Ascoglena Stein[5]) sitzt der euglenaartige Organismus in einer geschlossenen, unbeweglichen Hülle, welche auf dieselbe Weise entsteht, wie die der Trachelomonasarten, und wie diese durch eine Eisenverbindung gelb gefärbt ist. Doch bleibt das vorderste Ende farblos und weich; hier dringt nach der Theilung die Euglene ins Freie.

Die Gattung Colacium[6]) Ehrbg. zeichnet sich dadurch aus, dass sie auf Gallertstielen festsitzt; genauere Untersuchungen fehlen bisher.

Aus den vorliegenden Beobachtungen ergibt sich, dass die Hüllenbildungen der Euglenen, so verschieden sie auch erscheinen mögen, ob als Schleim-, Haut- oder Panzerhüllen, auf die gleiche Weise entstehen, durch Sekretion einer bestimmten Substanz von dem Cytoplasma aus durch die unverändert bleibende Membran. Die Substanz selbst ist quellbar in Säuren wie Alkalien, in beiden unlöslich, ebenso wie in Pepsin, zeigt keine Cellulosereaktionen, verhält sich Farbstoffen gegenüber sehr verschieden.

Die unverkennbare Ähnlichkeit der Hülle von Euglena viridis etc. mit den Cellulosehäuten resp. den daraus hervorgehenden Schleimhüllen von

---

1) Ehrenberg, Inf.

2) Cohn.

3) Stein III. 1. S. 105.

4) Cohn in Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IV. 1853. S. 276 spricht von einer Kieselschale der Trachelomonas; doch gibt er Genaueres nicht an; vielleicht stützt er sich nur auf die irrthümliche Angabe Perty's (Lebensf. 1852. S. 81).

5) Stein III. 1. Taf. XXI. Fig. 35—36; in den Zeichnungen sind die Hüllen alle offen, was nur nach der Theilung der Fall ist.

6) Stein III. 1. Taf. XXI. Fig. 17—31.

Volvocineen, Palmellaceen ist von Cienkowski[1]) und Hofmeister hervorgehoben und als Grund für die Algennatur der Euglenen angeführt worden. Nach den neueren Angaben von Schmitz[2]) und Strasburger entstehen aber die Cellulosehäute durch Erhärtung resp. Metamorphose der peripherischen Plasmaschicht, und der letztere Forscher spricht sich dahin aus, dass auch die thierischen Zellhäute auf diese Weise gebildet würden. Darnach würde ein wesentlicher Unterschied in der Bildung der Hülle zwischen Euglenen und niederen Algen bestehen. Doch gestatten die bisher vorliegenden Angaben noch nicht die allgemeine Annahme einer Erhärtung; es liegt noch kein zwingender Grund vor, die Hautsekretion auszuschließen bei Pflanzenzellen.[3]) Bei der Cystenbildung der Infusorien sprechen die Beobachtungen ebenfalls für Sekretion gegen die Hypothese Strasburger's. Denn wie Cohn[4]) zeigte, bleibt die äußerste Schicht des Infusors, das im Begriff ist, sich mit einer Hülle zu umgeben, sei es zum Schutz gegen die Außenwelt oder zum Zwecke der Theilung, unverändert; das Thier rotirt auf einer Stelle und scheidet, während seine Wimpern noch schwingen, eine glashelle Haut aus.[5])

---

1) Cienkowski. Bot. Ztg. 1865. S. 24. Hofmeister, Pflanzenzelle. S. 29.

2) Schmitz in Sitzungsber. d. niederrh. Ges. Bonn 1880. Strasburger, Über den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. Jena 1882.

3) So interessant und wichtig die Beobachtungen von Schmitz und besonders von Strasburger in seinem Werke über Zellhautwachsthum sind, so scheint mir jedoch aus ihnen nicht mit Gewissheit hervorzugehen, dass die Mikrosomen, durch deren Verschmelzung die Zellhaut entsteht, direkte Bestandtheile der äußersten Protoplasmaschicht sind. Sie könnten ebenso gut Ausscheidungen sein, deren chemische Natur schon nahe der Cellulose verwandt ist. Denn die Färbung mit Jod und Hämatoxylin dürfte für sich allein keinen Beweis für die Eiweißnatur abgeben.

4) Cohn in Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IV. 1853. S. 268.

5) Hinweisen möchte ich hier noch auf die auffallende Ähnlichkeit der Trichocysten vieler Infusorien mit den Schleimfäden der Euglena velata. Man hat sie theils als Tastkörperchen (Stein, Org. II. S. 10), theils als Nesselorgane (Allman, Quarterly Journ. of microsc. Soc. 1855. No. XI. S. 177, Claparède et Lachmann, Études. I. S. 24) angesehen. Die Infusorien entlassen ihre Trichocysten in Folge äußerer Reize; man kann sie zwingen dazu durch Druck, Wassermangel, Elektrizität etc. (vgl. Wrzesniowski in Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. V. 1869). Wenn man Paramecium Bursaria in verdünnte Karminsäure bringt, wird das Thier sehr unruhig und bald schießen die Trichocysten hervor, sich zu langen Fäden verlängernd, die sich sogleich roth färben. Dabei zuckt es zusammen, genau wie auch Euglena velata bei der Ausscheidung ihrer Schleimfäden. Man sieht dann das grüne Thier mit der rothen Hülle herumlaufen, sie aber bald verlassen, um an anderer Stelle bisweilen eine neue Hülle zu bilden, wenn noch Substanz vorräthig ist. Die Trichocysten bilden aber nicht, wie die Schleimfäden der Euglene, eine geschlossene Hülle. Mir scheinen die Trichocysten ein Schutzorgan der Infusorien in dem Sinne zu sein, dass sie sich in dringender Lebensgefahr mit einer Hülle umgeben, die besonders von Bedeutung wird bei dem Angriff durch andere Thiere, und die bei ihrer momentanen Bildung einen großen Vortheil vor der relativ sehr langsam vor sich gehenden Encystirung darbietet.

13. Die Theilung.

Die erste Theilung einer Euglene erwähnt Ehrenberg.[1]) Er sah zwei Exemplare von Euglena acus der Länge nach dicht nebeneinander liegen und deutete die Erscheinung als Längstheilung. Perty[2]) beobachtete bei Euglena spirogyra zwei mit ihrem hinteren Ende noch verbundene Exemplare und beschrieb auch Längstheilung von Euglena viridis. Von dieser Art sind schon vor Perty, ebenso auch später häufig Theilungen beobachtet von Meyen[3]), Thuret[4]), Cohn[5]), Focke[6]), Stein[7]), Cienkowski.[8]) Nach allen diesen Forschern verläuft die Theilung wie bei Chlamydomonas, d. h. durch Quertheilung. Am ausführlichsten beschrieb Cohn[9]) dieselbe, welche innerhalb einer Cyste stattfindet: »der Inhalt wird gleichmäßiger, die festen Gebilde, der rothe Punkt verschwinden ganz und die Theilung tritt ein, die Euglene schnürt sich erst in 2, dann meist in 4, unter Umständen auch 8 und 16 Partieen ab«. In seinem neuesten Werke erwähnt Stein[10]), dass er einige Male Euglena viridis in Längstheilung gesehen habe; zum Theil deutet er aber ähnliche Zustände als Konjugation. Längstheilung gibt er auch an bei der Gattung Colacium[11]), worauf er früher schon aufmerksam gemacht hatte. Von den meisten Euglenen, besonders auch den Phacus-, den Trachelomonasarten ist die Theilung bisher nicht gesehen worden, was sowohl Perty wie Stein veranlasste, eine andere Vermehrungsart, sei es durch Blastien oder Embryonen, anzunehmen.

Sämmtliche Euglenaceen pflanzen sich aber durch Zweitheilung fort, die durch einseitige Einschnürung der Länge nach vor sich geht, in der Weise, wie Clark[12]) und Bütschli[13]) sie bei anderen Flagellaten beschrieben haben. Die eigentlichen Euglenen theilen sich zum Unterschiede von den so nah verwandten Astasiaarten, wie von den anderen Flagellaten in Ruhe nach dem Schwinden der Cilie. Je nach den Species bilden sie für die Theilung eine Hülle in verschiedener Weise oder theilen sich ohne

1) Ehrenberg, Inf. S. 105, 112. Taf. VII, Fig. 15.

2) Perty, Lebensformen. S. 78.

3) Meyen in Archiv f. Naturg. Jahrg. VI. Bd. I. 1840. S. 168—169.

4) Thuret in Ann. d. Sc. Nat. T. XIV. 1850. S. 249—250.

5) Cohn in Nova Acta Leop. T. XXII. 1850. S. 734.

6) Focke, Physiol. Studien. Heft II. 1854. S. 13.

7) Stein, Die Infusionsthiere auf ihre Entwickelung untersucht. 1854. S. 6.

8) Cienkowski, Bot Ztg. 1865. S. 24.

9) Cohn in Ztg. f. wiss. Zool. Bd. IV. 1853. S. 275.

10) Stein III. 1. S. 87. Taf. XX, Fig. 23 und 25, ferner Taf. XXI, Fig. 11; letztere Figur soll einen Zustand der Konjugation vorstellen.

11) Stein III. 1. Taf. XXI, Fig. 23; schon früher in Org. II. S. 73.

12) Clark, On the Spongiae ciliatae as Infusoria flagellata; Ann. and Mag. of Nat. Hist. Ser. IV. Vol. I. 1868. S. 196—199.

13) Bütschli, Beiträge zur Kenntniss der Flagellaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Leipzig 1878. Bd. XXX.

dieselbe. Die Theilung geht vorzugsweise in der Nacht vor sich, wie bei vielen Pflanzenzellen.

Am genauesten ist die Theilung von Euglena deses und spirogyra von mir verfolgt worden; sie mögen als Typen dienen.

Euglena deses umgibt sich mit einer sehr lockeren Hülle, in der sie lang ausgestreckt liegt (Taf. II, Fig. 31 *a*), nur geringe Gestaltsveränderungen zeigend. Das vordere Ende verbreitert sich dann, der Kern rückt von der Mitte nach oben bis unter die Hauptvakuole, streckt sich und schnürt sich in der Mitte durch, die Tochterkerne rücken von einander, je an eine Längsseite des Körpers (Taf. II, Fig. 31 *b*). Gleich nach der Theilung des Kerns, die genauer nicht verfolgt wurde, findet auch die Theilung des Augenflecks statt, der, etwas in die Quere ausgezogen, sich in der Mitte in zwei trennt; mit ihm theilt sich auch die Hauptvakuole.[1]) Die neuen Augenflecke mit je einer Vakuole rücken auseinander, so dass nun mehrere der Hauptorgane gebildet und so angeordnet sind, dass sie in dem nach außen noch einheitlichen Körper in zwei Längsreihen stehen, den Längsachsen der künftigen Tochterzellen. Während dieser Vorgänge hat die Metabolie ganz aufgehört. Das vorderste Ende rundet sich noch mehr ab, der Membrantrichter verschwindet für die Beobachtung und in der Mitte des oberen Randes zeigt die Membran eine Einschnürung, die allmählich tiefer geht (Taf. II, Fig. 31 *c*). Sobald die beiden Tochterzellen sich zu trennen beginnen, fängt die metabolische Bewegung bei beiden an, die in einem regelmäßigen Ausdehnen und Zusammenziehen besteht, während das noch ungetheilte Stück starr ist; nur das Cytoplasma mit Chlorophyllträgern und Paramylonkörnern wogt von dem einen Theil in den andern. Nachdem die Einschnürung das hinterste Ende erreicht hat (Taf. II, Fig. 31 *d*), werden die Tochterzellen meist wieder ruhig, bis sie nach einigen Stunden die Schleimhülle verlassen. Die Cilie wächst in den genauer verfolgten Fällen sehr langsam aus dem Membrantrichter hervor, zuerst als ein steifes, bald gekrümmtes und dann lebhaft hin und her zitterndes Stäbchen erscheinend.

Euglena spirogyra bildet in den zahlreich beobachteten Fällen keine Schleimhülle. Vor der Theilung verliert sie ihre Metabolie, der Kern rückt nach vorne, während das große, ringförmige Paramylonkorn oberhalb desselben jetzt in den unteren Theil des Körpers sich begibt. Es folgt die Theilung des Kerns, des Augenflecks, der Hauptvakuole (Taf. III, Fig. 13), der obere Rand des Vorderendes wird glatt und die Einschnürung beginnt. Mit dem Moment der Trennung beginnt wieder die Metabolie der schon gesonderten Theile und geht hier sehr regelmäßig vor sich. Abwechselnd dehnt das eine Theilstück sich aus, während das andere sich verkürzt, beide rotiren dabei. Von Zeit zu Zeit erfolgt eine Unterbrechung durch gleichzeitiges Strecken und Kontrahiren beider. Das noch ungetheilte Stück

1) Das Nähere der Theilung konnte nicht festgestellt werden.

bleibt, wie bei Euglena deses, starr und zeigt nur Cytoplasmabewegung, allerdings in einer Lebhaftigkeit, wie sie sonst bei Euglena spirogyra nicht zu beobachten ist. Dabei sieht man aber deutlich, wie bei der Einschnürung die Membran die Hauptrolle spielt; denn bis an die äußerste innere Grenze derselben strömt das Plasma hin und her und wird durch die vordringende Membranfalte auseinandergedrängt. Die großen Paramylonkörner werden so vertheilt, dass jede Tochterzelle eines erhält (Taf. III, Fig. 13*b*).

In wesentlich gleicher Weise verläuft die Theilung bei anderen Euglenen; die spezifischen Eigenthümlichkeiten zeigen sich besonders in der Hüllenbildung und der Gestalt des Körpers während der Theilung. So rundet sich Euglena viridis fast kugelig ab und umgibt sich mit haut- resp. schleimartiger Hülle; sie theilt sich nur der Länge nach, die so oft behauptete Quertheilung[1]) habe ich nie beobachtet. Außerdem ist auch der Vergleich mit den Volvocineen insofern nicht richtig, als bei Euglena viridis nur Zweitheilung stattfindet, nach der die Tochterzellen ihre volle Ausbildung erhalten, bevor sie sich wieder theilen; vor jeder Theilung bildet die Euglene eine neue Hülle für sich, während z. B. bei Chlamydomonas der Protoplasmakörper innerhalb der Zellhaut 4—32 Theilungen erfährt. Übrigens ist die Hüllenbildung bei den Euglenen kein nothwendiges Moment der Theilung. Euglena viridis, deses u. a. bilden häufig in Feuchtkammer-Kulturen keine Hülle, sondern theilen sich nackt.

Euglena velata zieht sich vor der Theilung eiförmig zusammen und umgibt sich mit sehr lockerer Hülle (Taf. III, Fig. 3). Euglena sanguinea bildet eine dicke Schleimmasse und rundet sich zu einem etwas abgeplatteten Körper ab. Ausgestreckt, ohne Schleimhülle, theilt sich Euglena acus, ebenso die meisten Phacusarten. Doch sondert Phacus parvula häufig Schleim ab. Bei Ascoglena theilt sich, wie Stein[2]) schon bemerkte, jedes Individuum innerhalb der Hülle.

Bei der Gattung Trachelomonas findet die Theilung ebenfalls innerhalb der spröden, festen Panzerhülle statt. Perty[3]) hatte dieses schon behauptet, obwohl er es direkt nicht beobachtet haben kann, da er sagt, dass die Hülle nach der Theilung platze, was unrichtig ist. Stein[4]) hält Perty's Ansicht für falsch und meint, dass die Theilung wahrscheinlich außerhalb des Panzers vor sich gehe, weil er den Austritt der Euglenen aus demselben beobachtete. So weit aber meine Beobachtungen reichen, geht Trachelomonas in Ruhe über, theilt sich innerhalb des Panzers, dann tritt die eine

1) In der Litteratur finden sich noch für andere Arten vereinzelte Angaben über Quertheilung von Euglenen, so von Claparède und Lachmann (Études etc. III. S. 47. Anm.) betreffend Amblyophis viridis, ferner von Carter in Ann. and Mag. of Nat. Hist. Ser. II. Vol. XVIII., der für seine Euglena agilis Quer- und Längstheilung behauptet. Mir scheinen diese Angaben sehr zweifelhaft.

2) Stein III. 1. Taf. XXI, Fig. 36.

3) Perty, Lebensf. S. 81.

4) Stein III. 1. S. 87—88.

Tochterzelle aus demselben heraus, um sich einen neuen zu bilden, während die andere den alten behält. Bei Trachelomonas volvocina erfolgt der Austritt in voller Bewegung, ähnlich bei Trachelomonas hispida (Taf. II, Fig. 19 *a b*); bei andern Arten geht das Hinauskriechen vor sich, während die alte Hülle auf dem Boden des Gefäßes liegt.[1])

Bei den in neuerer Zeit so sorgfältig erforschten Theilungsvorgängen im Thier- und Pflanzenreich sind es die beiden Momente der Kern- und der Zelltheilung, die besonders berücksichtigt worden sind und deren Verhältniss zu einander man zu erkennen gestrebt hat. Strasburger[2]), sich darauf stützend, dass in vielen Fällen beides unabhängig von einander verlaufende Erscheinungen sind, verlegt jetzt die Hauptrolle bei der Theilung in das Cytoplasma, während Flemming[3]) es für wahrscheinlich hält, dass der Kern einen wichtigen Einfluss auf die Zelltheilung ausübe. Hier bei den Euglenen kann man weder dem Kern, noch dem Cytoplasma eine allein bestimmende Rolle bei der Theilung zuschreiben, man kann nur sagen, dass dieselbe in einer Aufeinanderfolge getrennter Momente besteht. Die Theilung des Ganzen beruht auf der Theilung seiner einzelnen Komponenten. Es theilt sich der Kern für sich, der Augenfleck, die Hauptvakuole, ganz unabhängig theilen sich die Chlorophyllträger. Die eigentliche Trennung geschieht durch die Theilung der Membran, in Folge deren erst das Cytoplasma getheilt wird. Dass die verschiedenen Theilungen mehr oder minder gleichzeitig erfolgen, liegt wohl weniger daran, dass eines der Organe eine spezifische Rolle bei der Theilung des Ganzen spielt, als in dem gegenseitigen Zusammenhange aller Organe, durch den erst das Gesammtleben der Zelle zu Stande kommt.

14. Der Dauerzustand.

Die Euglenaceen sind fähig, in einen Dauerzustand überzugehen, sobald die äußeren Lebensbedingungen, innerhalb der dem Leben überhaupt gesetzten Grenzen, sich ungünstig gestalten. Hauptsächlich ist es Wassermangel, der diese Organismen, wie die an ähnlichen Standorten vorkommenden, in den Dauerzustand überführt.

Am genauesten untersucht wurde der Dauerzustand von Euglena viridis. Man erhält ihn, wenn man Individuen dieser Art ganz allmählich eintrocknen lässt, ein Vorgehen, welches man auch behufs Bildung von Cystenzuständen der Infusorien angewendet hat.[4]) Die Euglenen bleiben in ihren

1) Carter, in Ann. and Mag. of Nat. Hist. Ser. III. Vol. II. 1858. S. 245, behauptet, dass Trachelomonas sich in ähnlicher Weise, wie Eudorina elegans und Chlamydococcus theile; ich muss diese Angaben nach meinen Beobachtungen in Zweifel ziehen.

2) Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung. 3. Aufl. Jena 1880. S. 359; id. Über den Theilungsvorgang der Zellkerne. Bonn 1882. S. 108.

3) Flemming, Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung. S. 359.

4) Vgl. Cienkowski, Über Cystenbildung bei Infusorien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VI. 1855. S. 301—306. Taf. X und XI.

Hüllen, theilen sich noch anfangs lebhaft und rotiren in ihnen; je mehr die Feuchtigkeit abnimmt, um so ruhiger werden sie; ihr Körper erfüllt sich dicht mit großen Paramylonkörnern und umgibt sich mit sehr dicken, oft konzentrisch geschichteten Hüllen (Taf. III, Fig. 10). Wie sich die pulsirenden Vakuolen verhalten, ließ sich nicht beobachten; doch bleibt die Hauptvakuole stets vorhanden. Diese Dauerzustände können mehrere Wochen völlige Trockenheit ertragen; bringt man sie in Wasser, so durchbrechen die Euglenen ihre Hüllen und gehen in Bewegung über. Bei der Euglena viridis β, die in Mistpfützen vorkommt, werden die eingekapselten Individuen leichter und schneller frei, wenn man sie mit Mistdekokt übergießt, ein Zeichen, dass diese Form an solche Nährflüssigkeit in gewisser Weise gebunden ist.

Die Euglena viridis ist aber auch fähig, die Trockenheit zu ertragen, wenn sie nicht in den erwähnten Dauerzustand übergegangen ist. Sie ist häufig im Sommer auf ihren Standorten in Straßenrinnen etc. einer plötzlichen Dürre ausgesetzt, und doch überzeugt man sich leicht, wie sie an derselben Stelle wieder zum Vorschein kommt, wenn ein Regen dieselbe befeuchtet. Sie kriechen etwas in den Boden oder auch in die an gleichen Standorten meist vorhandenen Oscillarienrasen, und umgeben sich mit einer lockeren Schleimhülle, an der Sand und Lehmtheilchen kleben, welche so eine zweite Hülle bilden. In ihrem Bau verändert sich die Euglene nicht wesentlich. Ähnliche Zustände erhielt ich auf dem Objektträger, als ich Euglenen mit Lehmtheilchen und Oscillarien eintrocknen ließ (Taf. III, Fig. 9).

Die Euglenen gehen aber auch in den Dauerzustand über bei Mangel an Bewegung. Kultivirt man Euglena viridis, so bleiben sie die erste Zeit in freier Bewegung, bilden dann bald eine dicke, grüne Haut, in der sie sehr lebhaft wachsen und sich theilen; ihre freie Bewegung hört aber aus nicht genauer bekannten Ursachen mehr und mehr auf, und sie bilden dann nach einigen Wochen selbst bei sonst günstigen Kulturbedingungen Dauerzustände. Klarer tritt die Erscheinung bei Torfkulturen auf. Auf Torf, den man mit Nährsalzen getränkt hat und feucht hält, wachsen die Euglenen im Sommer in sehr üppiger Weise; aber obwohl sie Licht, Feuchtigkeit, Nährsalze und Sauerstoff haben, dauert dieses Wachsthum nur einige Wochen, auch hier tritt allmählich der Dauerzustand ein. Es fehlt ein wesentliches Moment für das normale Leben, die freie Bewegung. Die Ernährung geht bei den günstigen Bedingungen in ausgiebigster Weise vor sich; durch den Mangel an Bewegung hält der Verbrauch nicht gleichen Schritt, das Gleichmaß des Stoffwechsels ist gestört, die Euglenen überfüttern sich so zu sagen. Dass es in der That sich so verhält und dass nicht etwa aus inneren Ursachen die Euglenen eine Ruheperiode haben müssen, zeigt sich darin, dass man in jedem Moment den Übergang in den Dauerzustand verhindern kann, wenn man die Euglenen nur für kurze Zeit im Wasser sich bewegen lässt.

Bei den andern Euglenaceen wird der Dauerzustand in ähnlicher Weise wie bei Euglena viridis gebildet. Die dieser nahe stehenden Formen, wie sanguinea, runden sich ab, sich mit sehr dicken Gallerthüllen umgebend. Die Arten, welche, wie Euglena velata, Paramylonkerne besitzen, verdicken die Schale derselben und erfüllen sich außerdem noch mit zahlreichen Paramylonkörnern. Euglena Ehrenbergii scheidet eine dünne, aber feste Haut aus, innerhalb deren sie zusammengefaltet liegt. Eine Reihe von Formen bildet keine besonderen Hüllen, so z. B. Euglena spirogyra. Diese Art zieht sich etwas zusammen und breitet sich blattartig aus, ihre ringförmigen Paramylonkörner füllen ihre Höhlung aus und wachsen enorm, sodass sie oft $^2/_3$ des inneren Körperraumes einnehmen. Man kann solche Dauerzustände durch allmähliches Austrocknen auf dem Objektträger erhalten. Auch die meisten Phacusarten scheiden für ihre Ruhezeit keine Hülle aus, ihre scheibenförmigen Paramylonkörner wachsen dafür sehr stark.

15. Die Frage nach der Sexualität der Euglenen.

Schon sehr früh ist die Sexualität der Euglenen behauptet worden. Ehrenberg [1] sah die Chlorophyllträger für Eier an, die großen Paramylonkörner für männliche Geschlechtsdrüsen. Perty [2] ließ die Euglenen größtentheils durch innere Keime, »Blastien« entstehen, die theils Chlorophyllträger, theils Paramylonkörner sind. Bald darauf beschrieb Weisse [3] die Bildung kleiner beweglicher, monadenartiger Wesen, die aus dem Inhalte von encystirten Euglenen hervorbrachen; ihm war es zweifelhaft, ob sie als junge Euglenen oder Spermatozoiden aufzufassen wären. Carter [4] beobachtete zuerst Konjugationzustände, d. h. zwei Euglenen, die mit ihrem hinteren Ende verschmolzen waren. Er beschrieb [5] dann weiter die vermeintliche Entwickelung junger Euglenen aus Eiern, d. h. aus Paramylonkörnern. An anderer Stelle [6] erwähnt er auch die Umwandlung von Euglenen in monadenartige Wesen. Stein [7] gibt in seinem Flagellatenwerk eine ausführliche Befruchtungstheorie der Euglenen. Nach ihm konjugiren zwei Individuen, wobei ihre Kerne sich vereinigen. Das Verschmelzungsprodukt der letzteren wächst zu einer ovalen, großen Keimkugel heran,

1) Ehrenberg, Inf. S. 105.

2) Perty, Lebensf. S. 79—80.

3) Weisse, Über den Lebenslauf der Euglenen. Bull. phys. math. de l'Acad. imp. de Petersbg. Vol. XII. 1854. S. 169—174.

4) Carter, Notes on the Freshwater Inf. etc., Ann. and Mag. of Nat. Hist. Ser. II. Vol. XVIII. 1856. S. 229. Fig. 49 und 50.

5) Carter l. c. S. 235; ferner in Addit. Notes Ann. and Mag. Ser. II. Vol. XX. S. 36. Fig. 17, 18.

6) Carter, Further Observ. Ann. and Mag. Ser. II. Vol. XVII. 1856. S. 116.

7) Stein III. 1. S. 145—146. Taf. XX, Fig. 20—21, 26—33, Taf. XXI, Fig. 1—11; für Phacus pleuronectes Taf. XIX, Fig. 60—64; vgl. auch die Angaben über Chlamydomonas S. 130.

die zahllose kleine, bewegliche, monadenartige Wesen hervorbringt, die sich zu Euglenen entwickeln sollen.

Auf die Vorgänger Stein's, die dieser schon zur Genüge kritisirt hat, ist nicht nöthig einzugehen, die Theorie Stein's beruht aber ebensowenig auf thatsächlicher Grundlage. Was er als Konjugationszustände bezeichnet, ist unvollendete Längstheilung.[1] Stein hat auch nie den Anfang zu der Verschmelzung gesehen, noch ihren Verlauf. Seine Figur, die er von dem Zustand der Konjugation zeichnet, ist identisch mit der, welche Längstheilung darstellt, nur dass im ersteren Falle das Exemplar frei im Wasser gefunden, im letzteren aus der Cyste herauspräparirt worden ist. Es ist schon hingewiesen worden, wie die Hüllenbildung nicht ein nothwendiges Moment bei der Theilung ist, sondern in manchen Fällen fehlt. Dabei kommt es dann vor, dass die jungen Tochterzellen schon Cilien bilden, wenn sie erst bis zur Hälfte getrennt sind. So können die hinten noch vereinigten Euglenen frei umherschwimmen und stellen die vermeintlichen Konjugationszustände von Carter, Stein dar. Bei Euglena viridis β, die sofort in stärkere Salzlösungen (z. B. 3—5 % Salpeter) gebracht wurde, fand ich zahlreiche Verbindungen zweier Euglenen, oft von sehr unregelmäßiger Gestaltung. Unter so ungünstigen Umständen geht die Theilung langsam und anormal vor sich. Eine unzweifelhafte Kopulation zweier getrennter Euglenen habe ich bisher niemals beobachten können, ebensowenig wie irgend einer der früheren Forscher.

Noch viel zweifelhafter ist der zweite Punkt in Stein's Theorie, nämlich die Entwickelung von Embryonen aus einer Keimkugel, die durch Verschmelzung der Kerne zweier konjugirter Euglenen hervorgegangen sein soll.[2] Die Verschmelzung der Kerne hat Stein nie beobachtet. Die bezügliche Keimkugel ist ein Zoosporangium eines Chytridiums[3], neben

1) Theilungs- und Konjugationszustände sind mehrfach früher verwechselt worden; so hat man die letzteren bisweilen für erstere gehalten (vgl. Stein, Organ. I. S. 126). Häufiger sind aber, wie hier bei den Euglenen, Theilungszustände als Stadien der Konjugation angesehen worden, wie Gruber es für Euglypha neuerdings nachgewiesen hat (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV. S. 431).

2) Nachdem Balbiani (Comptes rendus 1860. T. LI. S. 319—322) zuerst darauf hingewiesen hatte, dass die vermeintlichen Embryonen der Ciliaten Parasiten sind, hat Bütschli (Studien über die ersten Entwickelungsvorgänge der Eizelle etc. Abhandl. d. Senckenbg. Ges. Bd. X. 1876. S. 343—355) genauer den Beweis für eine Reihe Fälle geliefert, zugleich auch dargelegt, dass eine geschlechtliche Befruchtung, wie sie Stein und Balbiani behaupteten, nicht bei den Ciliaten existirt. In Folge dessen äußerte Bütschli auch seinen Zweifel betreffs der von Stein angegebenen Befruchtungstheorie von Euglena viridis. Doch hat Stein in seinem später erschienenen Flagellatenwerk keine Rücksicht darauf genommen.

3) Eine nähere Untersuchung dieses Parasiten hat mir ferne gelegen; ich habe ihm daher auch keinen Namen geben wollen, zumal es mir zweifelhaft ist, ob er direkt in die Gattung Chytridium zu stellen ist; vor der Zoosporenbildung findet ein Zerfall des Sporangiums in größere Partieen statt, von dem es nicht untersucht ist, ob er der Sonderung

welchem sich leicht der stets vorhandene Kern nachweisen lässt. Dieses Chytridium spec. ist einer der häufigsten Parasiten bei Euglenen, besonders bei schlecht kultivirten. Die jungen, aus dem aufbrechenden Zoosporangium frei werdenden Zoosporen sind sehr klein, eiförmig mit zugespitztem Vorderende, wie es scheint, mit einer Cilie versehen, und zeigen die charakteristische Bewegung, die in einem lebhaften Hin- und Herzucken besteht. Für sich gehen sie zu Grunde; sie setzen sich an ruhende, aber auch häufig an bewegliche Euglenen und dringen in sie ein. Der Moment des Eindringens wurde nicht beobachtet. Entweder dringt nur eine Zoospore ein oder mehrere, oft 3—4; dann entstehen ebensoviel Sporangien, d. h. Keimkugeln Stein's, der diese durch Zerfall der verschmolzenen Kerne hervorgehen lässt. Das eingedrungene Chytridium bildet bald einen ovalen, feinkörnigen Körper mit einer hellen Vakuole in der Mitte und übt mit steigendem Wachsthum einen immer deutlicher werdenden, schädlichen Einfluss auf die Euglene aus (Taf. III, Fig. 19). Diese bewegt sich schwerfällig, ihre Chlorophyllträger desorganisiren, ölartige rothe Tröpfchen treten auf, die Paramylonkörner verschwinden. Schließlich wird die Euglene fast farblos; solche Formen hat Stein als Euglena hyalina mit Keimkugel gezeichnet. Wenn die Zoosporenbildung des Chytridiums vor sich geht, erhält dasselbe ein maulbeerartiges Aussehen. Die Euglene bewegt sich aber bis zu dem Momente, wo das Chytridium-Sporangium durch seinen Druck die Membran der Euglene zum Platzen bringt.

Meine eigenen Bemühungen, sexuale Vorgänge bei den Euglenen zu finden, haben zu einem rein negativen Resultat geführt; auch ist bisher von früheren Forschern, wie Ehrenberg, Cohn, Cienkowski, weder von Euglena noch sonst einer andern Flagellate irgend ein Entwickelungszustand beschrieben worden, der auf Sexualität hindeutete. Nach den bisherigen Erfahrungen kann man nur folgern, dass die Euglenen keine sexuelle Befruchtung besitzen, wenn auch die Möglichkeit, dass dieselbe noch gefunden werden kann, nie zu bestreiten ist. Andererseits liegt aber kein Grund vor, so lange der Nachweis sich nicht bringen lässt, eine Befruchtung anzunehmen, weil eine solche in diesen niederen Regionen nicht nothwendig erscheint. Auch bei der großen Klasse der Schizophyceen, der Basidiomyceten ist keine Andeutung einer Sexualität beobachtet worden. Ebenso hat auch Bütschli[1]) betreffs der Ciliaten klar dargelegt, dass eine sexuelle Befruchtung, wie Stein sie behauptet, nicht existirt.

---

entspricht, wie sie Büsgen bei Saprolegnien beschreibt (in Pringsheim's Jahrbücher. Bd. XIV. S. 280), oder eine Sorusbildung ist, wie bei Synchytrium (vgl. de Bary und Woronin, Beiträge zur Kenntniss der Chytridiaceen. Ber. d. Naturf. Ges. Freiburg. Bd. III. Heft 2), oder Woronina (vgl. A. Fischer, Unters. über die Parasiten d. Saproleg. Pringsheim's Jahrb. Bd. XIII. S. 338).

1) Bütschli, Studien etc. Abhandl. d. Senckenbg. Ges. 1876. Bd. X. Die bei den Ciliaten so häufig vorkommende und mit so komplizirten Erscheinungen verbundene

16. Allgemeine Biologie.

Die Euglenen gehören zu den allerverbreitetsten Süßwasserbewohnern der Erde, in jedem Sumpf, in fast jeder Wasseransammlung, die einige Tage auf Straßen steht, finden sich Arten und meist in außerordentlicher Individuenzahl. Es gibt nur wenige unter ihnen, die an besonderen Lokalitäten auftreten. Die Euglenen sind in ihrem Leben auch an keine Jahreszeit gebunden, sondern vegetiren in gleicher Weise in allen. Während bei zahlreichen Organismen, besonders pflanzlichen, der Entwickelungsgang in einem bestimmten Rhythmus abwechselnder Lebensthätigkeit und Ruhe verläuft, dem innere Ursachen zu Grunde liegen, besitzen die Euglenen keinen Ruhezustand, der für ihren Lebensgang nothwendig wäre; nur äußere Bedingungen gebieten ab und zu Ruhe und bringen das Leben wieder in Fluss.

Einen sehr verschiedenen Einfluss üben die Kräfte der Natur auf die Euglenen aus. Von der Wärme sind sie relativ unabhängig, d. h. innerhalb der dem Leben überhaupt gesetzten Temperaturgrenzen bewegen sie sich sehr schrankenlos. Wenn man Euglena viridis an ein und derselben Lokalität das ganze Jahr hindurch beobachtet, so sieht man, wie sie in gleicher Frische und Üppigkeit im Winter gedeihen in einem Wasser, das wenig über 0° C. hat, wie im Hochsommer, wo die Temperatur in den flachen Straßenrinnen bis zu 30° steigen kann; sie bewegen sich in Wasser von 0° [1]) und theilen sich in einem solchen, das oben mit Eis bedeckt ist. Man kann dieselbe Euglenenmasse in flachen Gefäßen 3—4 Mal vollständig einfrieren und wieder aufthauen lassen, und immer wieder gehen sie, aus dem Eis befreit, in Bewegung über. Innerhalb des Eises sind sie nur mit dünner Hauthülle umgeben. Weder tiefe noch hohe Temperatur bringt die Euglenen in den Dauerzustand; befinden sie sich in demselben, vermag Wärme für sich sie nicht in Bewegung überzuführen.

Eingreifender in die Lebensprozesse der Euglenen wirkt das Licht. Denn mit ihm hängt die Ernährung der chlorophyllhaltigen Euglenen zusammen; auch die Richtung ihrer Bewegung wird durch das Licht bestimmt, und hier tritt der besondere Lichtsinn der Euglenen mit ins Spiel. Doch zeigen dieselben andrerseits auch eine gewisse Unabhängigkeit vom Licht, indem sie sich tagelang im Dunkeln bewegen und z. B. Euglena viridis im

---

Konjugation deutet Bütschli, der sie in der citirten Arbeit so sorgfältig untersucht hat, als »eine Verjüngung« der sie begehenden Thiere, und vergleicht sie in gewisser Hinsicht mit der Auxosporenbildung bei den Diatomeen (vgl. Pfitzer, Untersuchungen über Bau etc. der Bacillariaceen).

1) Ähnlich verhalten sich die Schwärmer von Chlamydococcus, vgl. Rostafinski, Mém. de la Soc. des Scienc. nat. de Cherbourg. 1875. T. XIX. S. 138. Völlig eingefrorene Schwärmer von Ulothrix, Botrydium, Chilomonas erwiesen sich als todt; vgl. Strasburger, Wirkung der Wärme etc. S. 62.

Herbst 3—4 Wochen in völliger Finsterniss aushält und beweglich bleibt, so dass es wohl möglich wäre, dass sie sich mit den im Wasser gelösten Substanzen in der Noth zu ernähren vermag. Lichtmangel oder große Lichtintensität führt die Euglenen nicht in Dauerzustand und vermag sie auch nicht daraus zu befreien.

Das eigentliche Lebenselement für die Euglenen ist das Wasser. Mangel an demselben ist, worauf schon genauer eingegangen, ein Hauptgrund für die Erzeugung des Dauerzustandes. Doch sind diejenigen Arten, welche lebhafte Schleimabsonderung besitzen, wie E. viridis, velata etc. fähig, beliebig lang nur auf feuchtem Boden zu leben. Man kann sie auf Torf, Lehmboden, den man mäßig feucht hält, gut kultiviren und auch in freier Natur beobachtet man in feuchten Rinnen etc. üppige Euglenenmassen.

Dem Wasser entnehmen die Euglenen die für ihre Ernährung nothwendige Kohlensäure, ebenso den Sauerstoff, die beide in der freien Natur stets reichlich geboten sind. Wenn man frisch aus dem Sumpf geholte Euglenen im Zimmer kultivirt, hört, worauf schon hingewiesen, die Bewegung bald auf, sie gehen allmählich in den Dauerzustand über, den man aber jeden Augenblick unterbrechen kann, wenn man frisches Wasser zusetzt. Es ist bekannt, wie auf die Bildung und das Freiwerden der Schwärmer bei den Algen das frische Wasser einen ähnlichen Einfluss ausübt, der nach Walz [1]) in diesen Fällen auf dem Gehalte des Wassers an Sauerstoff, speziell an ozonisirtem beruht. Ich muss es hinsichtlich der Euglenen dahin gestellt sein lassen, ob es in gleicher Weise nur der Sauerstoff ist, oder ob nicht noch andere Momente mitwirken. Denn auch wenn man Euglena viridis, die auf Torf kultivirt worden ist, in ausgekochtes Wasser bringt, beobachtet man den Übergang aus der Ruhe innerhalb der Schleimmasse in freie Bewegung und man sollte denken, dass in einem Wasser, in dem die so sehr Sauerstoff bedürftigen Infusorien sich normal bewegen, auch genügender Vorrath dieser Substanz für die Euglenen vorhanden sein müsste, die außerdem täglich eine große Menge derselben aushauchen.

Für die Ernährung kommen neben der Kohlensäure noch die in Wasser gelösten anorganischen Verbindungen in Betracht, welche die Euglenen wie die chlorophyllhaltigen Pflanzen für die Assimilation nöthig haben. Doch werden sie nur in so geringen Mengen gebraucht, dass selbst in Zimmerkulturen ein Mangel an ihnen kaum merkbar wird. Man beobachtet aber leicht die sehr günstige Wirkung solcher Nährsalze, wenn man die Euglenen in verdünnten Nährstofflösungen kultivirt. Die Euglenen wachsen sehr üppig in einer Lösung von 0,02—0,05%. Sehr leicht passen sie sich auch höherer Konzentration an. In 0,4% Nährstofflösung zieht sich der Körper anfangs sehr zusammen, die Hauptvakuole dilatirt, die Bewegung hört auf. Aber schon nach 24 Stunden haben die Euglenen ihr normales

1) Walz, Bot. Ztg. 1868. Nr. 31.

Aussehen gewonnen und wachsen wochenlang weiter. Sie gewöhnen sich aber auch an 3—5%ige Lösungen von Salpeter und bei sehr allmählich steigender Konzentration bis zu solchen von 10%.[1] Selbst an giftige Substanzen können sich manche Euglenen bis zu einem gewissen Grade anpassen. Euglena spirogyra, viridis, Phacus alata wurden in eine 0,05%ige Strychninlösung gebracht, in der Infusorien wie Räderthierchen sehr bald zu Grunde gingen[2], während die Euglenen fortlebten. Später wurde 0,01%ige Lösung mehrere Male zugesetzt, dabei das Wasser ein wenig der Verdunstung überlassen; darin lebten die Organismen 4 Wochen lang, Euglena spirogyra zeigte lebhafte Metabolie, Phacus alata befand sich in den ersten beiden Wochen sogar in freier Vorwärtsbewegung. Allmählich gingen sie, große Mengen von Paramylonsubstanz bildend, in den Dauerzustand über, der sie aber doch nicht vor dem schließlichen Tode retten konnte.

Die Lebenszähigkeit mancher Euglenen geht aus diesem Verhalten, wie aus früher besprochenen Beobachtungen deutlich hervor. Vollkommen breit gedrückt unter dem Druck des Deckglases, mit wenig Wasser halten sich E. Ehrenbergii, deses, spirogyra mehrere Tage lang, einzelne Individuen bis zu einer Woche. Es ist gezeigt worden, wie man durch Druck, Hitze das Cytoplasma zur starken Aufquellung, die Chlorophyllträger, den Augenfleck weit desorganisiren kann, und doch kehrt Leben und Bewegung wieder zurück. Die Widerstandsfähigkeit gegen äußere sich ungünstig gestaltende Verhältnisse, die Eigenschaft, sich in hohem Grade daran zu gewöhnen, macht es diesen Organismen möglich, in so weiter Verbreitung und oft in so ungeheuren Mengen aufzutreten.

In betreff der Widerstandsfähigkeit bei Versuchen ist von wesentlicher Bedeutung, in welchem Zustande sich die Euglenen vor denselben befunden haben. Man macht oft die Beobachtung, wie auffallend anders sich z. B. Euglena viridis, von demselben Standort zu verschiedenen Zeiten des Jahres geholt, bei Versuchen und Kulturen verhält. Es ist selten möglich, die Ursachen dieser Erscheinung in den einzelnen Fällen zu erkennen. Wie sehr es aber auf die größere oder geringere Lebensenergie der Euglenen bei Angriffen durch äußere Faktoren ankommt, zeigt ihr verschiedenes Verhalten gegen Parasiten. Es gibt eine ganze Anzahl theils von Chytridien, theils von Vampyrellen, die von Euglenen sich nähren; die interessanteste Form ist der Polyphagus Euglenae, den Nowakowski[3] so sorgfältig beschrieben hat. Dieser Parasit kann in wenig Tagen sämmtliche Euglenen eines großen Kulturgefäßes vernichten, er tritt aber in dieser Weise epidemisch nur bei schlechter Kultur auf. Kultivirt man die Euglenen mit dem Polyphagus in

---

1) Czerny gewöhnte Amoeben bis zu 4% Kochsalzlösung (Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. V. 1869. S. 159).

2) Vgl. Rossbach, Die rhythmischen Bewegungsersch. S. 49.

3) Nowakowski in Cohn's Beiträge z. Biol. d. Pfl. Bd. II. 1877. S. 204.

gut durchlüfteten Nährstofflösungen [1]) oder auf feuchtem Lehmboden, so überwiegt das Wachsthum der Euglenen, der Polyphagus findet sich nur vereinzelt. [2]) In der freien Natur ist nie bisher ein Fall beobachtet worden, wo einer der Parasiten in merkbarer Weise verheerend auf die Euglenen gewirkt hätte.

III. Die chlorophyllfreien Euglenaceen.

Zu den chlorophyllfreien Euglenaceen gehören theils Formen, die den bisher besprochenen Gattungen Euglena, Phacus, Trachelomonas zuzurechnen sind, theils solche, die zu besonderen Gattungen gehören, wie Astasia, Menoidium.

Ehrenberg [3]) beschrieb als eine nur seltene Erscheinung eine ganz farblose Euglena mit Augenfleck, die in der Körperform der viridis entsprach; er nannte sie hyalina. Dieselbe Form wurde von Perty beobachtet, der auch einen hyalinen Phacus triqueter erwähnt [4]). Stein scheint diese Formen nicht gesehen zu haben; denn was er als E. hyalina zeichnet [5]), ist E. viridis, die durch das Chytridium (»Keimkugel«) farblos geworden ist.

Euglenen, die im Wesentlichen die Organisation besitzen, wie sie im Vorhergehenden geschildert ist, aber kein Chlorophyll haben und entweder noch mit Augenfleck versehen sind oder auch ihn verloren haben, sind nach meinen Beobachtungen nicht selten. Die häufigste ist die Euglena hyalina Ehbg., deren spindelförmiger Körper dem der E. viridis entspricht. An seinem vorderen Ende befindet sich der Membrantrichter; unter ihm das in gleicher Weise wie bei viridis funktionirende Vakuolensystem. Die Membran verhält sich ebenfalls wie bei der zuletzt genannten Art, ist sehr stark quellbar und zart spiralig gestreift. Wenn in den ersten Tagen einer Kultur, in der langsame faulige Gährung eintritt, die Euglena hyalina sich zeigt, ist ihr Cytoplasma blass feinkörnig, enthält nur kleine Körnchen von Paramylon (Taf. II, Fig. 14). Von Chlorophyll und seinen Trägern ist nichts zu beobachten, dagegen findet sich bei den meisten Individuen noch ein gelb bis schwach röthlich gefärbtes Körperchen an der Hauptvakuole, der rudimentäre Augenfleck. Sobald die Fäulniss stärker wird, füllt sich das Cytoplasma der Euglena dicht mit großen Paramylonkörnern. Von Zeit zu Zeit kommt die Euglene zur Ruhe und bildet an der Oberfläche der Kultur weiße Decken, in denen sie im abgerundeten Zustande durch Längsthei-

---

1) Für alle guten Euglenen- wie überhaupt Algenkulturen ist es von Bedeutung, nur auffallendes Licht zuzulassen; das einseitig einfallende wirkt zu ungleichmäßig und die Lichtempfindlichkeit tritt dabei sehr störend mit ins Spiel.

2) Es ist schon von mir an anderer Stelle auf dieses Verhalten der Euglenen zu ihren Parasiten aufmerksam gemacht worden (vgl. Biolog. Centralblatt. Bd. II. S. 333).

3) Ehrenberg, Inf. S. 107. Taf. VII, Fig. 7.

4) Perty, Lebensf. S. 164.

5) Stein III. 1. Taf. XX, Fig. 20; Taf. XXI, Fig. 6—9.

lung sich vermehrt. Sehr häufig kommt es vor, dass E. hyalina ohne Schleimhülle während des Tages sich theilt. Sie wirft zwar auch dann, soweit es sich nachweisen ließ, die Cilie fort, aber die jungen Tochterzellen bilden schon sehr früh neue, so dass die Trennung durch die Einschnürung der Membran oft während der freien Bewegung vor sich geht (Taf. II, Fig. 15). Die letztere sowie die Metabolie verhält sich wie bei E. viridis.

Im Wesentlichen entspricht die Euglena hyalina einer farblosen Varietät von Euglena viridis und die durch äußere Umstände, z. B. durch Chytridien, ihres Chlorophylls beraubten Individuen der letzteren sind von der ersteren kaum zu unterscheiden. Aber auch anderen Arten der Euglenaceen entsprechen solche farblose Formen. So fand ich mehrfach zahlreiche hyaline Exemplare der Euglena acus (Taf. II, Fig. 10), die nur durch den Mangel des Chlorophylls sich von den grünen (vergl. Taf. III, Fig. 21) unterschieden, da sie noch einen deutlichen Augenfleck besaßen. Bei einer etwas abweichenden Form von Euglena acus die als β mutabilis bezeichnet werden soll, kommen neben grünen auch farblose Individuen vor, ohne Augenfleck (Taf. II, Fig. 11). Sehr nahe verwandt ist die bisher nur chlorophyllfrei gefundene Euglena curvata (Taf. II, Fig. 12), eine sehr lebhaft bewegliche, meist in irgend einer Weise gekrümmte Art. Auch der großen Euglena sanguinea entspricht eine farblose Varietät, die ebenso wie die grüne leicht Schleimfäden aussondert. Eine häufige Erscheinung in Infusionen ist ein farbloser Phacus, der seiner Körperform nach dem Phacus pleuronectes zugehört, aber weder Chlorophyll noch Augenfleck besitzt. Er ist mit scheibenförmigen Paramylonkörnern, größeren und kleineren, meist dicht erfüllt (Taf. II, Fig. 12) und zeigt sehr lebhafte Theilung.

Auch in der dritten Hauptgattung der Euglenaceen, Trachelomonas, finden wir farblose Formen. Mehrfach wurde eine hyaline Trachelomonas volvocina beobachtet mit noch vorhandenem Augenfleck. Eine bisher nur farblos gefundene selbständige Art stellt Trachelomonas reticulata vor (Taf. II, Fig. 20 a b). Sie besitzt einen umgekehrt eiförmigen Panzer mit sehr zierlich netzförmiger Struktur. Der Körper ist nach dem Typus der grünen Arten gebaut und besitzt noch den Augenfleck.

Was die Ernährung dieser farblosen Euglenen betrifft, so ist sie, da die Kohlensäure-Assimilation ausgeschlossen, nur möglich entweder durch Aufnahme fester oder in Wasser gelöster organischer Substanzen. Das erstere findet nachweisbar nicht statt, dagegen spricht alles für die saprophytische Ernährungsweise. Für diese farblosen Formen ist charakteristisch, dass sie nur dann in größerer Menge auftreten, wenn organische Massen in Fäulnis übergehen. Sie zeigen am Anfang einer Infusion sich nur in einzelnen und schlecht genährten Exemplaren, vermehren sich in wenigen Tagen bei steigender Fäulnis zu zahlloser Menge und sind von aufgespeichertem Nährmaterial (in diesem Falle Paramylon) ganz erfüllt, bis sie nach kurzer Zeit fast spurlos verschwinden, um andern Organismen Platz zu

machen. In freier Natur findet man daher nur selten diese farblosen Euglenen, sie werden erst bemerkbarer in Zimmerkulturen.

Dass die hyalinen mit den chlorophyllhaltigen Formen in einem Zusammenhange stehen, ist wohl klar. Sie unterscheiden sich durch den Mangel des Chlorophylls und die andere Art der Ernährung. Welches von beiden die primäre Ursache für die Entstehung solcher farblosen Formen gegeben hat resp. noch gibt, lässt sich ohne besondere Versuche nicht feststellen. Hinzuweisen ist hier auf die früher besprochene Thatsache, dass die Chlorophyllträger der grünen Euglenen so sehr empfindlich gegen Veränderungen der äußeren Bedingungen sind, so dass sie leicht degeneriren. Andrerseits sind die Euglenen selbst sehr widerstandsfähig, Euglena viridis ist auch schon an ein mit organischen Zersetzungsprodukten erfülltes Wasser angepasst, sie hält in einem solchen mehrere Wochen bei Lichtabschluss aus. Es ist daher wahrscheinlich, dass die farblosen in manchen Fällen direkte Abkömmlinge grüner Euglenen sind, in Folge der Anpassung der letzteren an fauliges Wasser. Einige der Formen, wie Euglena hyalina, Phacus hyalina etc., haben sich aber schon zu selbständigeren Varietäten resp. Arten entwickelt. Jedenfalls geht aber aus Allem hervor, dass eine Trennung der farblosen von den grünen Formen nicht möglich ist, dass daher die Ansicht Stein's, nach der man nur durch die scharfe Sonderung der farbigen von den farblosen Formen zu einer naturgemäßen Klassifikation der Flagellaten gelangen könne, nicht haltbar ist. [1])

Die farblosen Formen der Euglenen haben außer ihrem physiologischen Interesse noch eine besondere Bedeutung für die Systematik; denn sie vermitteln die Verwandtschaft der grünen Euglenen mit andern Flagellaten. Ehrenberg stellte neben Euglena direkt die Gattung Astasia; und ihm folgten darin Dujardin, Perty. Stein dagegen trennt sie von den Euglenen und nimmt sie als Typus seiner Familie der Astasiea. Diese Gattung Astasia ist immer ein besonderer Sammelplatz ungenau beschriebener farbloser Flagellaten gewesen. Stein hat gründlich aufgeräumt und erkennt nur eine Art Proteus an, wirft aber nach meiner Meinung sehr verschiedene Formen zusammen. Die Gattung Astasia soll nach Stein [2]) eine lange Hauptgeißel und eine kleine Nebengeißel besitzen; die genauer von mir unter-

1) Ebensowenig kann ich der Ansicht von Schmitz (Chromat. S. 14) beistimmen, nach der farblose und gefärbte Flagellaten in zwei ganz gesonderte Klassen getrennt werden sollen, entsprechend der Unterscheidung von Pilzen und Algen; nicht bloß bei den Euglenen, auch bei andern Flagellaten, z. B. Cryptomonaden, selbst bei Algen, z. B. den Volvocineen, wie später nachgewiesen werden wird, kann der Chlorophyllgehalt nicht einmal als Speciescharakter dienen.

2) Stein III. 1. S. 147. Taf. XXII, Fig. 44—53. Bütschli hat auf die Gattung nur As. trichophora (Peranema trichoph. Duj. Stein) beschränkt. Da diese Form deutlich von den von Ehrenberg u. A. bezeichneten Arten unterschieden ist, folge ich Stein, der sie als besondere Gattung auffasst. Näheres folgt weiter unten. (Bütschli in Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX. S. 248.)

suchten Formen besitzen nur eine einzige; sie sollen daher auch nicht als Astasia Proteus, sondern mit Namen früherer Autoren bezeichnet werden [1]).

Den Typus der Gattung bildet Astasia margaritifera, welche wesentlich wie eine farblose Euglene organisirt ist (Taf. II, Fig. 16). Während der freien Bewegung ist der Körper langgestreckt spindelförmig, oft nach hinten lang zugespitzt. Am vorderen Ende befindet sich ein enger Membrantrichter, in ihm die Cilie. Unterhalb liegt die Hauptvakuole, deren kontraktile Nebenvakuolen bisher nicht genauer beobachtet worden sind. Doch verhält sich die Hauptvakuole gegen Salzlösungen wie bei Euglenen. Die Astasia besitzt eine Membran von der Beschaffenheit wie bei Euglena hyalina, sehr zart gestreift, verquellend in konzentrirter Essigsäure. Der Kern befindet sich im mittlern Theil des Körpers und zeigt ein deutliches Kernkörperchen. In dem Cytoplasma liegen zahlreiche Paramylonkörner. Die freie Bewegung ist dieselbe der Euglena hyalina. Besonders durch ihre Lebhaftigkeit ausgezeichnet sind die Gestaltsveränderungen, die in ähnlicher Weise wie bei Eutreptia viridis vor sich gehen, vorzugsweise dann, wenn die Cilie abgeworfen ist. Nach diesen Beobachtungen würde kein Grund überhaupt vorliegen, nicht die Astasia margaritifera direkt zu Euglena zu ziehen; ich trenne sie wegen der Art der Theilung. Dieselbe erfolgt zwar stets der Länge nach durch einseitige Einschnürung, findet aber nicht in Ruhe statt, sondern während der freien Bewegung. Es ist sehr wahrscheinlich, dass dabei die alte Cilie erhalten bleibt, während die der andern Tochterzelle neugebildet wird. Diese Art der Längstheilung ist ganz allgemein bei den übrigen Flagellaten. [2]) In der freien Bewegung gehen die Theilungen der innern Organe vor sich, trennen sich die beiden Tochterzellen. Diese Organismen haben daher keine Ruhezeit wie die Euglenen. Ein großer Unterschied liegt schließlich nicht in diesem verschiedenen Verhalten, zumal es ja auch bisweilen bei Euglena viridis, häufiger bei hyalina vorkommt, dass die Einschnürung zum Theil während der freien Bewegung vor sich geht; andrerseits ist es interessant, wie innerhalb der Euglenaceen-Reihe dieses Moment vegetativer Ruhe bei der Theilung allmählich verschwindet.

Eine andere in Infusionen häufige Astasiaart, die Stein zu seiner Astasia Proteus rechnet, mag als Astasia inflata Duj. bezeichnet werden. Sie besitzt einen während der Bewegung meist plattgedrückten eiförmigen Körper (Taf. II, Fig. 18). [3]) Die Membran ist sehr deutlich spiralig gestreift, ist weniger quellungsfähig wie die der vorigen Art. Demgemäß ist

---

1) Doch muss ich es dahingestellt sein lassen, ob die von mir beschriebenen Formen denen der genannten Autoren genau entsprechen; es ist in einzelnen Fällen nicht möglich zu konstatiren, wegen der vorliegenden ungenauen Zeichnungen und Beschreibungen.

2) Vgl. Bütschli in Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX. S. 256.

3) Vgl. Stein III. 1. Taf. XXII, Fig. 48—50.

auch die Metabolie geringer. Bei allen Individuen habe ich nur eine Cilie beobachtet; am vorderen Ende liegt die Hauptvakuole, im Cytoplasma der Kern; es finden sich Paramylonkörner von charakteristischer Stabform.

Eine fernere selbständige hierher gehörige Form ist die Rhabdomonas incurva Fres., die Stein auffallenderweise als starre Jugendform zu der nach ihm durch Metabolie charakterisirten Familie der Astasieen und speziell zu Astasia Proteus stellt[1]). Diese kleine monadenähnliche Form hat Fresenius[2]) zuerst beschrieben. Sie tritt in zahlloser Menge in faulenden Algenkulturen auf, besitzt einen länglich zylindrischen Körper, der meist etwas gekrümmt ist und keine Metabolie mehr zeigt. Die wenig quellungsfähige Membran ist längsstreifig. Am vorderen Ende sitzt eine Cilie; im Cytoplasma findet sich der rundliche Kern, und liegen zahlreiche kurz zylindrische Paramylonkörner.

An diese Rhabdomonas incurva, ebenso an Astasia flavicans schließen sich eine Menge von farblosen, in Infusionen sehr häufigen Organismen an, die aber in betreff ihrer Stellung noch genauerer Untersuchung bedürfen. Sicher zu den Euglenaceen gehört noch eine sehr niedliche farblose Flagellate, das von Perty entdeckte und zu seinen Monaden gerechnete Menoidium pellucidum[3]), welches Stein zu seiner Familie der Scytomonaden stellt. Seiner Organisation nach ist aber Menoidium eine Euglenacee (Taf. II, Fig. 13). Sein zart durchsichtiger Körper ist flach sichelförmig, hat eine schmale Rückenseite, die sich gegen die nur als scharfe Kante hervortretende Bauchseite zuschärft. Der vordere Theil des Körpers ist sehr ähnlich wie bei den Formen von Euglena acus gebaut (vergl. Taf. II, Fig. 13 mit Fig. 10, 11, 12); er ist meist schief abgestutzt oder bisweilen zweispitzig, enthält einen zarten Membrantrichter, der bis in die Nähe der Hauptvakuole führt. Diese tritt wenig distinkt hervor, die kontraktilen Nebenvakuolen, die ich bisher nur in Einzahl neben ihr beobachtete, pulsiren sehr langsam und sind wegen der Durchsichtigkeit des ganzen Körpers schwer sichtbar. Im unteren Theile desselben liegt der Kern mit großem Nucleolus. Die Membran ist wenig quellungsfähig und sehr zart längsstreifig. Metabolie ist bisher nicht beobachtet. Die Vorwärtsbewegung ist wesentlich dieselbe wie bei allen Euglenen, nur fällt die Rotationsachse ziemlich mit der Achse der Vorwärtsbewegung zusammen.

Die Lebensweise der bisher besprochenen farblosen Formen von Astasiaarten, Rhabdomonas, Menoidium ist dieselbe der chlorophyllfreien Euglena-, Phacus- etc. Arten; sie ernähren sich wie diese durch Aufnahme organischer, in Wasser gelöster Substanzen und sind daher in ihrem Leben mehr

1) Vgl. Stein III. 1. Taf. XXII, Fig. 53.

2) Fresenius in Abh. d. Senckenberg. Gesellsch. Bd. II. 1856—58. S. 230. Taf. X. Fig. 46—47.

3) Perty, Lebensf. S. 174. Taf. XV, Fig. 19; vgl. Stein III. 1. Taf. XXIII, Fig. 30—34.

oder minder an faulige Sumpfgewässer gebunden. Alle haben das gleiche Stoffwechselprodukt, das Paramylon.

Diese Astasieen im engeren Sinne, die so auf das engste mit den grünen Euglenen durch die farblosen Formen derselben zusammenhängen, führen direkt weiter zu einer anderen Gruppe von Formen, den Peranemeen, die schon einen veränderten Typus in der Organisation der Flagellaten darstellen.

IV. Die systematische Anordnung der Euglenaceen.

Die Euglenaceen, so einheitlich im Wesentlichen ihre Organisation ist, treten in einer Menge verschiedener Formentypen auf. Wie bei den meisten der niederen Organismen ist die Frage nach der Speziesunterscheidung eine sehr schwierige. Zwischen allen den so verschiedenen Euglenaceenarten existiren Mittelformen, und leicht wäre es nur bei Berücksichtigung der äußeren Gestaltung darzulegen, wie eigentlich sämmtliche bekannte Arten nur Formen einiger weniger sind. So wichtig es nun ist, daraus den Zusammenhang aller hierhergehörigen Formen zu erschließen, weil wir daraus erkennen, dass sie sich auseinander entwickelt haben werden, so ist andererseits wohl hervorzuheben, dass man nicht zu schnell einer äußerlichen morphologischen Ähnlichkeit zu Liebe die direkte Zusammengehörigkeit zweier Formen behaupten dürfe, wenigstens muss man darin sehr vorsichtig sein. Bei längern Beobachtungen und Kulturen treten manche Formen, die für den ersten Anblick wegen der Ähnlichkeit ihrer äußeren Gestalt identisch zu sein scheinen, uns als verschiedene für sich abgeschlossene Organismen entgegen, wenn wir die feinere innere Struktur, die Art der Bewegung, ihre Lebenserscheinungen, ihr Verhalten gegen äußere Einflüsse berücksichtigen. Von diesem Gesichtspunkt aus sind im Folgenden eine Reihe Arten unterschieden worden, d. h. Formen, die nach den bis jetzt vorliegenden Untersuchungen wohl voneinander gesondert erscheinen. Damit ist durchaus nicht ausgeschlossen, daß für manche dieser Arten später ein engerer Zusammenhang erkannt werden wird, wenn durch längere Kulturen, vor allem durch Variation in den Kulturweisen die Grenzen, in denen jede Art je nach den äußeren Bedingungen variirt, genauer festgestellt werden. So lange das nicht geschehen, ist es rathsamer, lieber zu scharf zu unterscheiden als zu verworren zusammenzuwerfen, denn die Fehler des ersteren lassen sich leichter beseitigen als die des letzteren.

Im Allgemeinen sind die Euglenaceen sehr wenig systematisch bearbeitet worden. Ehrenberg hat die Hauptformen entdeckt und kurz beschrieben; seine Nachfolger Dujardin, Perty haben manche neue Formen zugefügt, eben so Schmarda, Carter; doch ist wegen der ungenügenden Beschreibung der größere Theil nicht sicher bestimmbar. Stein hat sie, und wohl mit Recht, unberücksichtigt gelassen und ist wieder auf Ehrenberg wesentlich zurückgegangen. Er selbst gibt von den von ihm anerkannten

Arten gute Abbildungen; eine zusammenhängende Darstellung hat Stein bisher nicht geliefert.

Euglenaceae.

Astasiea Ehbg. (e.p.), Cryptomonadina Ehbg. (e.p.), Peridinaea Ehbg. (e.p.).
Euglenieus Duj. (e. p.), Thecamonadiens Duj. (e. p.).
Astasiea Perty, Thecamonadina Perty, Cryptomonadina Perty.
Euglenida Stein, Astasiea Stein (e. p.), Chloropeltida Stein, Scytomonadina Stein (e. p.).

Organismen von mikroskopischer Kleinheit, mit freier Vorwärtsbewegung begabt, von länglich spindelförmiger bis platt gedrückter, bandförmiger Gestalt; zeitlebens von einer streifig differenzirten Membran umgeben, von der am vorderen Ende eine trichterförmige Falte nach innen geht; in diesem Membrantrichter sitzt das Bewegungsorgan, bestehend in einer, selten zwei Cilien. Im Vorderende unterhalb des Trichters befindet sich ein langsam pulsirender Flüssigkeitsbehälter, die Hauptvakuole, in die eine bis mehrere Nebenvakuolen münden. Von der Membran umschlossen ist das feinkörnige, resp. feinnetzige Cytoplasma, in welchem der große, meist rundlich ovale Kern und in wechselnder Menge und Gestalt das bei allen gleiche Stoffwechselprodukt, das Paramylon, liegt.

Bei der großen Mehrzahl finden sich verschieden geformte Chlorophyllträger und an der Hauptvakuole je ein Augenfleck.

Die Vermehrung geschieht auf dem Wege der Längstheilung durch einseitige, am Vorderende beginnende Einschnürung. Sehr häufig findet sie in besonderen Hüllen statt, die bald haut-, bald schleimartig sind. Bei ungünstigen äußeren Umständen gehen die Euglenaceen in einen Dauerzustand über, charakterisirt durch Aufhören der Bewegung, Bildung großer Massen von Paramylon und häufig von besonderen Hüllen.

Die Vorwärtsbewegung ist bei allen dieselbe, stets verbunden mit Rotation des Körpers. Sehr viele zeigen außerdem Gestaltsveränderungen, die sog. Metabolie.

Die Ernährung geschieht theils durch Assimilation der Kohlensäure in den Chlorophyllträgern bei Einfluss des Lichtes, theils durch Aufnahme vorgebildeter organischer, in Wasser gelöster Substanzen.

Alle Euglenaceen leben im Wasser, sei es im süßen oder in dem des Meeres.[1])

1) Die Hauptentwickelung erreichen nach den vorliegenden Beobachtungen die Euglenaceen im süßen Wasser; eine dem Meer eigenthümliche Form ist bisher nicht bekannt. Euglena viridis hat Stein (III. 1. S. 143) häufig im Meer beobachtet; Euglena agilis Carter, eine mir nicht näher bekannte Art, kommt im brackischen Wasser vor. (Carter in Ann. and Mag. of Nat. Hist. Ser. II. Vol. XVIII. 1856. S. 240.)

I. Gruppe. Euglenae.

Die Theilung geschieht in Ruhe nach Verlust der Cilie. Die größte Mehrzahl besitzt einen Augenfleck und Chlorophyllträger, die entweder bandförmig oder scheibenförmig gestaltet sind.

Gattung 1. Euglena Ehbg.

Langgestreckt spindelförmig, zylindrisch oder bandförmig, mehr oder minder der Metabolie fähig; mit einer Cilie versehen; während der Bewegung meist ohne besondere Hülle.

Die Gattung ist von Ehrenberg gegründet worden. Dujardin trennte die nicht metabolischen Formen davon ab und stellte sie in die Gattung Phacus. In der von Dujardin gegebenen Umgrenzung ist die Gattung Euglena auch weiterhin beibehalten worden.

Die verschiedenen Arten sind im Folgenden in gewisse Gruppen vertheilt.

Typus der Euglena viridis.

Körper bei normaler Vorwärtsbewegung spindelförmig, bis langgestreckt eiförmig; Membran sehr quellungsfähig, zart spiralig gestreift. Die Chlorophyllträger häufig bandförmig. Paramylonkörner kurz zylindrisch bis rund scheibenförmig. Die Theilung findet innerhalb einer Haut- oder Schleimhülle statt, der Körper geht dabei aus dem langgestreckten in einen abgerundeten Zustand über. Lebhaft metabolisch: vorzugsweise Zusammenziehen und Ausdehnen der Länge nach.

α Chlorophyllträger ohne deutliches beschaltes Pyrenoid.

Euglena viridis, Ehbg. Inf. S. 107. Taf. VII, Fig. 9, Duj. S. 361. Taf. V, Fig. 9—10, Perty S. 166. Taf. X, Fig. 6, Stein Taf. XX, Fig. 17— 33, Cercaria viridis, Müller, Animalc. 1796. S. 126. Taf. XIX, Fig. 6—13; m. Taf. III, Fig. 2.

Körper spindelförmig, meist nach vorne weniger als nach hinten verjüngt. Der Kern liegt im hinteren Theile. Chlorophyllträger bandförmig, in steilem Bogen in der Peripherie des Cytoplasmas verlaufend, gegen den in der Mitte des Körpers befindlichen, kugligen Haufen von Paramylonkörnern strahlend. Cilie so lang wie der Körper.

In Straßenrinnen und Lachen.

Lg = 0,052 mm,
Br = 0,014 -

β olivacea.

Ausgezeichnet durch den olivengrünen Ton des Chlorophylls, dessen Träger oft lappig eingeschnürt, bisweilen scheibenförmig sind; größer als α.

Lg = 0,072 mm,
Br = 0,046 -

In Mist- und faulenden Schlammpfützen.

γ hyalina (E. hyalina, Ehbg., Inf. S. 107. Taf. VII, Fig. 7)

Ohne Chlorophyll; Augenfleck vorhanden, aber oft rudimentär. Größe von α; vgl. Taf. II, Fig. 14—15.

Euglena viridis ist wohl einer der gemeinsten und in größter Menge vorkommenden Süßwasserbewohner unserer Gegenden; sie gehört auch deshalb zu den seit langer Zeit bekannten niederen Organismen. Ehrenberg hat die ältere Geschichte ausführlich behandelt; vor ihm hat diese Art nicht weniger als 12 verschiedenen Gattungen angehört und 19 verschiedene Artnamen gehabt. Am besten vor Ehrenberg ist sie von O. F. Müller beschrieben worden. Ersterer nahm sie als Typus seiner neuen Gattung Euglena. Seit seiner Arbeit ist die Art sehr vielfach erwähnt worden, sie ist die einzige, die genauer bisher beobachtet worden ist. Sie wurde stets als Typus angenommen, und nach ihr beurtheilte man die ganze Familie, obwohl sie in vielen Beziehungen von den andern Formen abweicht. Die Literaturangaben über ihre Theilung sind schon früher mitgetheilt worden; ihre Organisation wurde weniger berücksichtigt. Carter[1]) fand an ihr die pulsirende Nebenvakuole, Stein beobachtete den Schlund, d. h. den Membrantrichter. Schmitz[2]) beschrieb die Chlorophyllträger. Bisher hat man unter Euglena viridis sehr verschiedene Formen begriffen; ich beschränke die Art auf die durch die angegebene Diagnose charakterisirten Euglenen.

Die von mir abgetrennte Form β olivacea ist durchschnittlich größer als die Hauptform. Der Körper ist langgestreckter, bisweilen fast zylindrisch. Die Chlorophyllbänder laufen gewöhnlich in flacherem Bogen in der Peripherie des Cytoplasmas und erscheinen viel unabhängiger von dem Haufen Paramylonkörner, der häufig mehr im unteren Theile des Körpers liegt. Bei sehr vielen Exemplaren sind die Chlorophyllbänder eingeschnürt oder zerschlitzt und zerfallen in mannigfach geformte bald eckige bald rund scheibenförmige kleinere Stücke. Die Farbe der in der freien Natur lebenden Individuen ist ein bräunliches Olivengrün.

Diese Form olivacea bewohnt vorzugsweise Gewässer, die reich an organischen Zersetzungsprodukten sind; sie findet sich in den Mistpfützen unserer Dörfer, in Abläufen von Bierbrauereien, Abtritten etc. Doch gedeiht sie auch sehr üppig auf Torf, den man nur mit Nährsalzen getränkt hat. Sie hält sich in der Kultur konstant, wenn auch die Unterschiede von der Hauptform bei längerer Dauer derselben nicht so hervortreten, weil

1) Carter in Ann. and Mag. of Nat. Hist. Ser. II. Vol. XV. 1857. S. 34.

2) Schmitz, Die Chromatoph. 1882. S. 18, 41; über die Differenz zwischen meinen und seinen Beobachtungen vergleiche das früher Gesagte.

beide in Ruhe übergehen. Führt man sie dann wieder in Bewegung über, so sind sie leicht zu unterscheiden.

Ob die als γ hyalina bezeichnete chlorophyllfreie Form eine selbständige Art, Varietät oder vielleicht nur Standortsvarietät ist, können erst längere Kulturversuche entscheiden. Sie kommt vereinzelt zwischen den beiden andern Formen, aber auch an andern Orten für sich vor, entwickelt sich zu größerer Menge erst bei starker Fäulnis und vermehrt sich dann vollkommen wie eine selbständige Art. Der Augenfleck ist bei ihr so zu sagen im Verschwinden begriffen. Man findet viele Exemplare mit großem rothen Augenfleck, bei der Mehrzahl ist er nur schwach gelb bis röthlich gefärbt, bei manchen ist keine Spur mehr von ihm zu erkennen.

Euglena sanguinea, Ehbg. S. 105. Taf. VII, Fig. 6; Duj. S. 363; Perty S. 167; Morren, Recherches sur la rubéf. d. eaux. Bruxelles 1841. Taf. IV, Fig. 91—95; E. viridis β sanguinea Stein. Taf. XX, Fig. 19; m. Taf. III, Fig. 20.

Körper in der Bewegung mehr oder minder langgestreckt eiförmig; Cilie etwa zweimal so lang als der Körper. Chlorophyllträger bandförmig, radial gegen die, die Paramylonkörner in hohlkugeliger Schicht enthaltende Mitte strahlend; ein größeres Paramylonkorn findet sich neben der Hauptvakuole.

In Folge äußerer Reize wird leicht eine durch Methylgrün dunkelblau sich färbende Schleimhülle ausgeschieden.

An manchen Lokalitäten entwickelt sich lebhaft Hämatochrom im Cytoplasma, so dass rothgefärbte Exemplare entstehen.

Lg = 0,121 mm,	Lg = 0,055 mm,
Br = 0,028 -	Br = 0,033 -

Euglena sanguinea ist eine sehr verbreitete Art, welche bisher nur in den relativ seltenen Fällen ihrer Rothfärbung beschrieben worden ist, von Ehrenberg als eine besondere Art, von Stein als eine Varietät der Euglena viridis. Sie ist aber von derselben wesentlich verschieden. Sie ist durchschnittlich größer und stärker, wenn auch die Größe innerhalb weiter Grenzen schwankt, ebenso wie das Verhältnis von Länge und Breite. Die Membran ist deutlicher spiralig gestreift wie bei viridis und verquillt nicht mehr in Essigsäure. Das Cytoplasma zeichnet sich durch sein stark lichtbrechendes Aussehen und seinen Reichthum an kleinen Körnchen unbekannter Natur aus. Die Anordnung der Chlorophyllträger ist, wie ein Vergleich von Fig. 2 und Fig. 20 auf Taf. III ergibt, eine wesentlich andere als bei Euglena viridis[1]).

1) Bei dem Herausdrücken des Cytoplasmas beobachtete ich besonders bei den rothen Exemplaren stark gewölbte Paramylonschalen, ähnlich denjenigen der beschalten Pyrenoide bei anderen Arten; doch habe ich bisher nicht den Zusammenhang mit den Chlorophyllträgern konstatiren können. Mir sind diese Schalen erst nachträglich aufgefallen.

Die Cilie ist sehr lang und stark und wenig empfindlich. Die Vorwärtsbewegung ist dieselbe wie bei Euglena viridis, erscheint aber viel ruhiger, schwerfälliger. Die Metabolie ist geringer; während der Bewegung tritt sie selten ein, hauptsächlich wenn dieselbe gestört ist.

Sehr charakteristisch für die Art ist die leichte Ausscheidung einer Schleimhülle, worauf früher schon hingewiesen ist; dieselbe färbt sich intensiv blau mit Methylgrün; bleibt aber farblos in Jod und Karmin.

Die Theilung geschieht im abgerundeten Zustande. Die Euglene bildet eine abgeplattete Kugel, die in einer dünnen Schleimhülle liegt, die bisweilen sich zu einer nach außen scharf begrenzten Blase gestaltet.

Euglena sanguinea findet sich rein grün gefärbt in der Mehrzahl der Tümpel und Teiche, in denen lebhafte Algenvegetation vorhanden ist; doch erscheint sie gewöhnlich nicht in solcher Menge wie Euglena viridis. An einzelnen Lokalitäten entwickelt sich nun aus nicht näher bekannten Ursachen in ihrem Cytoplasma Hämatochrom und es entstehen je nach der Menge desselben verschieden roth gefärbte Exemplare. Andere konstante Unterschiede konnten bisher nicht aufgefunden werden; vielleicht sind im Allgemeinen die rothen etwas größer und langgestreckter; die Schleimsekretion läßt sich auch nicht so leicht hervorrufen.

Eine farblose Form ist bisher nur vereinzelt und selten in Infusionen gesehen worden. Sie besitzt noch einen deutlichen Augenfleck und zeigt in Methylgrün sich umgeben mit dunkelblauer Schleimhülle.

Euglena variabilis, KLEBS Taf. III, Fig. 4 und 8.

Körper in der Bewegung kurz zylindrisch bis eiförmig, am Vorderende breit abgerundet. Cilie 2—3 mal so lang als der Körper. Membran stark gestreift; Augenfleck auffallend groß, dunkelroth; Chlorophyllträger scheibenförmig.

Lg = 0,046 mm,	Lg = 0,033 mm,
Br = 0,013 -	Br = 0,013 -

Euglena variabilis erscheint je nach den Individuen ziemlich mannigfach in der Bewegung geformt; die einen sind kurz zylindrisch mit ganz kurzer Endspitze, an den Seiten häufig leicht ausgerandet (Taf. III, Fig. 8); andere sind mehr eiförmig, nach dem hinteren Ende allmählich stark verjüngt. Die Membran verquillt nicht mehr in Essigsäure und ist sehr deutlich spiralig gestreift. Sehr charakteristisch für die Art ist der auffallend große, dunkelrothe Augenfleck. Ihm gegenüber an der Hauptvakuole liegt ähnlich wie bei Euglena sanguinea ein größeres abgeflacht zylindrisches Paramylonkorn.

Die sehr lange Cilie ist wenig empfindlich; die Vorwärtsbewegung erscheint sehr behend und lebhaft; während derselben bleibt die Körperform unverändert. Erst bei sehr gehinderter Bewegung, Tödtung der Cilie treten Gestaltsveränderungen ein.

Bei der Theilung zieht sich die Euglene ein wenig zusammen, wird aber nie kuglig wie viridis, sondern eiförmig (Taf. III, Fig. 4); die Theilung wurde bisher nur in der feuchten Kammer beobachtet und dabei konnte keine Schleimhülle bemerkt werden.

Die Art ist in großer Menge bisher nur in dem Bassin für Wasserpflanzen im botanischen Garten von Tübingen beobachtet worden.

b Chlorophyllträger mit deutlichem beschaltem Pyrenoid (Paramylonkern), auf jeder Flächenseite.

Euglena velata, Klebs Taf. III, Fig. 3.

Körper in der Bewegung langgestreckt eiförmig, sehr allmählich nach hinten verschmälert, am Ende in eine kurze Spitze ausgezogen. Cilie so lang wie der Körper. Chlorophyllträger kurz bandförmig, an den Längsseiten oft lappig eingeschnitten, in dem peripherischen Cytoplasma dicht an einander gedrängt verlaufend, jedes mit Paramylonkern.

In Folge äußerer Reize wird leicht eine mit Karminsäure sich intensiv roth färbende Schleimhülle ausgeschieden.

Körper bei der Theilung kurz eiförmig zusammengezogen.

Lg = 0,098 mm,
Br = 0,027 -

β granulata.

Licht gelbbraun gefärbt, Cytoplasma stark körnig; bildet Überzüge auf dem Wasser, die aus dicken, gallertartigen, von Wasser nicht benetzten Hüllen bestehen, in denen die Euglenen fast kugelig abgerundet liegen und sich theilen.

Lg = 0,083 mm,
Br = 0,023 -

Euglena velata nähert sich in Größe und Körperform der Euglena sanguinea, unterscheidet sich von ihr wie von viridis leicht durch die andere Anordnung der Chlorophyllträger, besonders durch deren große auffallende Paramylonkerne. Die Membran verhält sich wie bei Euglena viridis; doch sind die Gestaltsveränderungen viel langsamer und schwerfälliger als bei dieser Art. Der Augenfleck stellt eine fast viereckige Platte dar. Die Cilie zeichnet sich durch ihre große Empfindlichkeit aus.

Auf die starke Schleimsekretion ist früher genauer eingegangen worden. Von Euglena sanguinea unterscheidet sich diese Art durch das ganz andere Verhalten ihrer Schleimhülle gegenüber Farbstoffen. Sie nimmt kein Methylgrün auf, wie bei sanguinea, wohl aber Karmin und Jod.

Bei der Theilung umgibt sich Euglena velata mit lockerer Schleimhülle; ihr Körper ist eiförmig zusammengezogen, und streckt die kurze Endspitze immer deutlich vor (Taf. III, Fig. 3).

Euglena velata kommt vereinzelt häufig an ähnlichen Lokalitäten wie sanguinea vor, bisweilen aber in größerer Menge auch in Straßenrinnen. In Zimmerkulturen lässt sie sich nur wenige Tage gut halten, sie ist in der Beziehung eine der empfindlichsten Euglenen. — Die als β granulata von mir bezeichnete Form ist vielleicht eine besondere Art; doch fehlte mir neuerdings Material, um die aus früherer Zeit gebliebenen Lücken der Kenntnis auszufüllen, und so muss die Stellung als eine vorläufige angenommen werden. Sie ist bisher nur in einem der Sümpfe auf der Schweineweide von Kork im Badischen, hier aber das ganze Jahr hindurch in großer Menge beobachtet worden.

In der Organisation verhält sie sich wesentlich wie Euglena velata, doch verquillt die Membran in Essigsäure nicht. Die Farbe ist ein helles Gelbbraun. Die Chlorophyllträger, herausgedrückt scheibenförmig, enthalten das beschalte Doppelpyrenoid. Charakteristisch ist die Bildung von gelbbräunlichen Überzügen auf dem Wasser, bestehend aus den nicht davon benetzten, dicken Schleimhüllen, in denen die Euglenen sich befinden. Kommen durch die Bewegung des Wassers die Hüllen viel damit in Berührung, verquellen sie und die Euglenen gehen in Bewegung über, während welcher sie bisweilen eine ähnliche Metabolie zeigen wie viridis, nur in viel schwerfälligerer Weise.

Euglena pisciformis, Klebs Taf. III, Fig. 12.

Körper in der Bewegung schmal eiförmig, nur wenig und sehr allmählich nach hinten verjüngt; Cilie so lang wie der Körper. Die Chlorophyllträger schmal bandförmig, meist 2—4 an der Zahl, fast in der Längsachse liegend, jedes mit Paramylonkern.

Lg = 0,026 mm,
Br = 0.007 -

Diese kleine Euglenaart ist leicht von den bisher besprochenen zu unterscheiden. Gewöhnlich finden sich nur 2 Chlorophyllbänder, welche ein wenig schief gegen die Längsachse im peripherischen Cytoplasma verlaufen. Man beobachtet dann auch 3 oder 4 Bänder, wohl Produkte der Theilung.

Die Vorwärtsbewegung ist sehr behend und gewinnt dadurch eine besondere Ähnlichkeit mit der eines Fisches, dass die Euglene dabei mit ihrem hinteren Ende hin und herschlängelt, wie ersterer mit seiner Schwanzflosse. Die Metabolie tritt nur deutlich nach Verhinderung der Bewegung auf. Die Membran verquillt nicht in Essigsäure.

Für die Theilung rundet sich diese Art kugelig ab und umgibt sich mit sehr fester Hauthülle, die auch bei Torfkulturen nicht zu homogener Gallerte verquillt, wie die von Euglena viridis.

Euglena pisciformis kommt an ähnlichen Standorten vor, wie die zuletzt genannte Art.

Euglena gracilis. Klebs Taf. III, Fig. 11.

Körper in der Bewegung langgestreckt zylindrisch bis schmal eiförmig, sehr zart grün: Cilie so lang oder kürzer wie der Körper. Chlorophyllträger zahlreich, scheibenförmig, jeder mit Paramylonkern. Der Kern liegt in der Mitte des Körpers.

Lg = 0,043 mm,
Br = 0,009 -

Euglena gracilis zeichnet sich durch die Zartheit und Durchsichtigkeit ihres Körpers aus. Die Membran verhält sich wie bei viridis. Die Chlorophyllträger sind aber immer scheibenförmig und liegen meist so dicht, dass der Körper homogen grün erscheint. Die Metabolie ist sehr lebhaft, ähnlich wie bei Euglena viridis.

Für die Theilung rundet sich die Euglene zu eiförmiger Gestalt ab.

Diese Art liebt es sehr, in die abgestorbenen Zellen alter Blätter hineinzukriechen und dort sich zu theilen, ohne besondere Schleimhüllen auszuscheiden. Doch ist sie dessen fähig, wie es sich bei Torfkulturen zeigt.

Typus der Euglena deses.

Körper in der Bewegung langgestreckt zylindrisch oder bandförmig, nie spindelförmig. Chlorophyllträger meist scheibenförmig. Die Theilung findet im ausgestreckten Zustande statt. Lebhaft metabolisch; besonders Ausdehnung zu dünner Platte und Wiederzusammenziehen zeigend.

Euglena deses, Ehbg. S. 107. Taf. VII, Fig. 8; Duj. S. 363. Taf. V, Fig. 19; Stein Taf. XX, Fig. 14—16; m. Taf. II, Fig. 34.

Körper langgestreckt, zylindrisch, häufig etwas abgeplattet, stets in eine kurze Endspitze endigend. Membran zart spiralig gestreift. Chlorophyllträger kurz bandförmig mit deutlichem, aber nacktem Pyrenoid. Paramylonkörner klein, kurz zylindrisch bis oblong.

Lg = 0,12 mm, Lg = 0,085 mm,
Br = 0,02 - Br = 0,016 -

β intermedia. Taf. III, Fig. 1.

Sehr langgestreckt. Chlorophyllträger rund scheibenförmig, ohne Pyrenoid. Einzelne der Paramylonkörner sehr groß, lang stabförmig. Erscheint in 2 Formen.

a. Lg = 0,120 mm,
Br = 0,008 -

b. Lg = 0,078 mm,
Br = 0,007 -

Von dieser kleineren Form sind auch hyaline Exemplare beobachtet.

Euglena deses unterscheidet sich schon in der äußeren Gestaltung durch ihren langgestreckt cylindrischen, häufig schmal bandförmigen, hinten zugespitzten Körper von den Arten des früheren Typus, ebenso durch ihre Chlorophyllträger. Die Cilie ist kurz und wenig empfindlich. Im Allgemeinen beobachtet man nicht häufig ganz frei schwimmende Individuen. Gewöhnlich kriechen sie auf dem Boden oder den Rändern der Culturgefäße umher, theils durch lebhafte Metabolie, theils mit Hilfe der Cilie. Sehr häufig dehnt die Euglena sich zu einer dünnen Platte aus, eine Form der Metabolie, wie sie bei dem früheren Typus nicht vorkommt. Alle Gestaltsveränderungen gehen verhältnismäßig langsam und träge vor sich.

Die Theilung geschieht, wie früher beschrieben, im ausgestreckten Zustande innerhalb einer lockeren Schleimhülle. Bei dem Übergang in den Dauerzustand hüllt sich Euglena deses gleichfalls in Schleim, nimmt dabei meist eine plattgedrückte Form an.

Euglena deses ist weit verbreitet und kommt stets sehr gesellig vor; sie liebt wie Euglena viridis seichte Pfützen und Rinnen auf Straßen, hält sich aber mehr am Boden auf.

Die als β intermedia angeführte Varietät vermittelt die Hauptform mit der nächsten Art Ehrenbergii. Die Körperform ist wie bei deses, aber länger gestreckt. Die Chlorophyllträger sind aber stets rund scheibenförmig und besitzen kein deutliches Pyrenoid. Charakteristisch ist ferner, dass ober- und unterhalb des in der Mitte des Körpers liegenden Kerns sich mehrere große stabförmige Paramylonkörner (Taf. III. Fig. 1 p) finden, wie sie bei der Hauptform nicht gewöhnlich vorkommen. Diese Varietät erscheint in zwei Formen; auf die größere α passt vorzugsweise die eben gegebene Schilderung. Die kleine nähert sich mehr der Hauptform, insofern als die Paramylonkörner zwar noch relativ groß, aber kürzer stabförmig sind und keine bestimmte Stellung einnehmen. Sehr ähnlich dieser kleinen Form verhält sich eine hyaline Euglena, die nur etwas mehr stachelartig am hinteren Ende verlängert ist. Bei ihrer Metabolie trat auch häufige Torsion des Körpers hervor.

Euglena Ehrenbergii. Klebs. Amblyophis viridis. Ehbg. S. 103. Taf. VII, Fig. 5; Euglena viridis, Perty S. 166; Euglena deses e. p. Stein Taf. XXI, Fig. 14—16.

Körper in der Bewegung schmal bandförmig, am vorderen sowie am hinteren Ende breit abgerundet. Membran stark spiralig gestreift. Chlorophyllträger sehr klein, rund scheibenförmig, ohne deutliches Pyrenoid. Paramylonkörner sehr groß, meist lang stabförmig.

Lg = 0,29 mm,
Br = 0,026 -

Als Euglena Ehrenbergii wird von mir die von Ehrenberg beschriebene Amblyophis viridis bezeichnet; es ist eine typische Euglene, deren Art-

name, weil schon vergeben, verändert werden musste. Perty betrachtete dieselbe als Varietät der Euglena viridis, Stein als Altersform der Euglena deses, weil beide den näheren Bau der betreffenden Arten nicht kannten.

Euglena Ehrenbergii ist von deses durch ihre Größe, vor allem ihr stets breit abgerundetes Hinterende, ihre sehr kleinen scheibenförmigen Chlorophyllträger und den großen gewölbten Augenfleck wohl unterschieden. Die Paramylonkörner finden sich in mannigfachen Gestalten; besonders charakteristisch sind sehr dünne, lang stabförmige, oft knieförmig gebogene; doch kommen auch zylindrisch abgeplattete bis rund scheibenförmige vor.

Die Cilie ist kürzer als der ausgestreckte Körper und sehr empfindlich, so dass cilientragende Exemplare nicht häufig zu beobachten sind. Gewöhnlich kriechen sie vermöge ihrer metabolischen Bewegungen langsam einher. Sehr gern flacht sich die Euglena zu einer dünnen eiförmigen Platte ab, besonders wenn irgend welche störende äußere Einflüsse wie Druck, Stoß etc. sie treffen. Häufig — und das zeigt sich auch während der freien Bewegung, tordirt sie ihren Körper, was bei den bisher besprochenen Formen nur selten eintritt, dagegen sehr regelmäßig bei denen des nächsten Typus.

Die Theilung ist nur sehr selten beobachtet worden; sie fand in einer großen, nach außen scharf begrenzten Blase statt. Eine ähnliche Hülle wird auch beim Übergang in den Dauerzustand gebildet; in ihr liegt die Euglene zu einer Platte abgeflacht, deren Ränder übereinander geschlagen sind.

Euglena Ehrenbergii gehört zu den seltneren Arten, doch kommt sie meist gesellig vor.

Typus der Euglena oxyuris.

Körper langgestreckt, stets in eine scharfe Endspitze hinten zugeschärft, gewöhnlich in der Weise tordirt, dass drei Kanten spiralig vom Hinter- zum Vorderende verlaufen. Chlorophyllträger klein, rund scheibenförmig; Paramylonkörner sehr groß, meist einzelne in bestimmter Stellung. Theilung wie bei dem früheren Typus. Metabolie sehr gering.

Dieser Typus steht nach manchen Beziehungen in der Mitte zwischen dem der Euglena deses, und dem folgenden der Euglena spirogyra.

Euglena oxyuris Schmarda.[1]) Stein Taf. XX, Fig. 4—5.

Körper langgestreckt, etwas platt gedrückt, tordirt; Hinterende kurz, scharf zugespitzt. Ober- und unterhalb des in der Mitte des Körpers liegenden Kerns findet sich je ein großes, ringförmiges Paramylonkorn. Membran mit sehr hervortretenden Spiralstreifen.

---

1) Schmarda, Kleine Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien. Wien 1846. S. 17. Taf. I, Fig. II, 1—7 (citirt nach Perty); das Werk ist mir nicht zugänglich gewesen.

Lg = 0,392 mm.
Br = 0,035 -

Euglena oxyuris hat eine der Euglena Ehrenbergii ähnliche Körperform, unterscheidet sich aber durch ihre drei Torsionskanten, außerdem dadurch, dass sie stets ein spitzes farbloses Hinterende besitzt. Doch kommen auch Exemplare vor, wo die Torsion kaum vorhanden ist; es ist möglich, dass die Euglene fähig ist, dieselbe rückgängig zu machen und wieder herzustellen; direkt konnte es nicht beobachtet werden. Die Membran ist sehr zähe und fest, verquillt nicht in Säuren, Alkalien, quillt überhaupt sehr wenig und platzt auch nicht durch den Druck des quellenden Inhaltes.

Charakteristisch sind die beiden großen ringförmigen Paramylonkörner; doch kommen auch Individuen vor, bei denen das eine fast scheibenförmig ist; bisweilen liegen beide im unteren Theile des Körpers.

Die Cilie ist halb so lang wie der Körper und etwas weniger empfindlich als die der vorigen Art. Die freie Bewegung ist sehr gleichmäßig und geht relativ schnell vor sich. Die Metabolie ist sehr gering. Gewöhnlich findet selbst bei starken äußeren Reizen nur eine leichte Krümmung des Vorder- oder Hinterendes statt; bisweilen zieht sich der Körper ein wenig zusammen.

Die Theilung und der Dauerzustand sind bisher nicht beobachtet worden.

Euglena oxyuris ist mäßig verbreitet in Algensümpfen, kommt meistens nur vereinzelt vor.

Euglena tripteris (Duj., Phacus tripteris, Duj. S. 328. Taf. V. Fig. 7; Euglena oxyuris e. p. Stein Taf. XX, Fig. 6.

Körper langgestreckt, plattgedrückt, stark tordirt, hinten in einen sehr langen, farblosen Stachel verlängert. Je ein großes, stabförmiges Paramylonkorn ober- und unterhalb des Kerns. Membran sehr zart gestreift.

Lg = 0,074 mm,
Br = 0,013 -

Diese Art, die von Dujardin entdeckt worden ist, wurde von ihm wegen der Starrheit ihres Körpers zu der Gattung Phacus gestellt. Stein, der Metabolie beobachtete und eine gute Zeichnung gibt, bezeichnet sie als Jugendform von Euglena oxyuris, wofür bisher kein Grund vorliegt. Sie ist eine sehr leicht kenntliche und in der Kultur sich konstant fortpflanzende Art.

Euglena tripteris ist durchschnittlich viel kleiner als oxyuris, geht nach hinten in einen viel längeren Endstachel aus. Die Torsionskanten treten oft so weit nach außen vor, dass der Körper geflügelt erscheint. Doch finden sich auch hier Exemplare mit kaum angedeuteten Torsionskanten. Von den Paramylonkörnern treten zwei besonders hervor, wie bei oxyuris, sie sind aber nie ringförmig wie bei dieser Art, sondern stets stabförmig.

Die Metabolie ist noch mehr verringert, weshalb Dujardin die Art auch zu den starren Phacus-Arten stellte. Doch zeigt sie schwache Krümmungen des Vorder- und Hinterendes.

Die Theilung findet, soweit bekannt, ohne Schleimhülle statt. Bei einer kleinen Form, deren nähere Beziehungen zu der typischen noch nicht aufgeklärt sind, fanden sich an einer Localität zahlreiche in Schleim gebettete Exemplare.

Euglena tripteris ist mäßig häufig in Algensümpfen und meist gesellig.

Typus der Euglena spirogyra.

Nur eine Art

Euglena spirogyra, Ehrg. S. 110. Taf. VII, Fig. 10; Duj. S. 365. Taf. V, Fig. 17; Perty S. 167. Taf. IX, Fig. 6; Stein Taf. XX, Fig. 7—9; m. Taf. III, Fig. 13 *a b*.

Körper in der Bewegung langgestreckt, zylindrisch oder bandförmig, hinten in eine kurze, farblose Spitze zugeschärft. Membran an den Spiralstreifen mit Höckern besetzt und durch Eisenoxydhydrat gelb bis braun gefärbt. Je ein großes, ringförmiges Paramylonkorn ober- und unterhalb des Kerns. Cilie kürzer als der Körper.

Theilung und Dauerzustand ohne Hülle.

Lg = 0,091 mm,
Br = 0,008 -

β fusca.

Membran dunkelbraun bis fast schwarz; die Höcker sehr groß. Körper breit bandförmig. Cilie von der Länge des Körpers. Durchschnittlich größer als α.

Lg = 0,17 mm,
Br = 0,023 -

Euglena spirogyra ist eine durch die Struktur ihrer Membran ausgezeichnete Art; das Wesentliche ist früher besprochen worden. Wenn man die Eisenverbindung durch verdünnte Salzsäure herauslöst, bleibt eine zarte farblose Membran zurück; in betreff der Höcker wirkt die Säure verschieden, je nachdem in denselben die Substanz der Membran oder des Eisens überwiegt. Bei manchen Exemplaren verschwinden die Höckerreihen so gut wie ganz, bei andern bleiben sie in der Säure deutlich zurück. Die Höcker der Spiralstreifen werden zum Theil abgestoßen und wieder neugebildet. Bei β fusca findet man bei den meisten Exemplaren einzelne Stellen der Membran von Höckern frei, bei der Hauptform wechseln oft regelmäßig Spiralstreifen mit und ohne Höcker ab. Wie die Neubildung vor sich geht, ist nicht bekannt. Vielleicht hängt damit eine bei β fusca häufig beobachtete Erscheinung zusammen. An der Oberfläche der Mem-

bran findet man kurze, steife, stark lichtbrechende Stäbchen, die entsprechend den Spiralstreifen aus der Membran hervortreten; sie färben sich nicht mit Methylgrün, noch Karmin, noch mit Jod, bleiben unverändert nach Behandlung von Kali, Alkohol, verhalten sich ähnlich wie die Substanz der Fäden, auf denen die Höcker sitzen.

Die Cilie ist bei der typischen Form kurz und wenig empfindlich. Die Bewegung ist bei günstigen Bedingungen sehr lebhaft. Sehr häufig begnügt sich die Euglene mit Umherkriechen, wobei die Cilie und die Metabolie zusammenwirken. Euglena spirogyra ist viel metabolischer als Euglena oxyuris und tripteris. Charakteristisch für sie ist die halbkreisförmige seitliche Krümmung; vielfach dreht sie ihren Körper auch spiralig. In sehr ungünstigen Lebenslagen, bei großem Wassermangel oder Vorhandensein schädlicher Substanzen, findet ein Zusammenziehen des Körpers statt. Man erhält solche Formen, wie sie Perty Taf. IX, Fig. 6, Stein Taf. XX, Fig. 9 abbilden, besonders wenn man Euglena spirogyra langsam in Farbstofflösungen sterben lässt.

Euglena spirogyra ist sehr verbreitet und tritt immer gesellig auf, sie lebt ebenso gern in flachen Pfützen und Rinnen auf Straßen wie in den Algensümpfen und Teichen.

Die als β fusca angeführte Varietät unterscheidet sich nicht bloß durch die stärkere Ausbildung der Höcker und größere Eiseneinlagerung, sondern auch nach andern Beziehungen. Sie ist durchschnittlich größer und stets breit bandförmig. Ihre Bewegung ist träger, ihre Metabolie schwächer. Sie pflanzt sich konstant in der Kultur durch Theilung fort und findet sich oft für sich allein, getrennt von der Hauptform.

Noch eine dritte Form ist beobachtet worden, deren Beziehungen zu der typischen noch nicht genügend klar gelegt sind. Bei ihr, die in Gestalt und Bau der Hauptform gleicht, sind die Höckerreihen sehr schwach ausgebildet, die Eiseneinlagerung ist gering. Statt der ringförmigen Paramylonkörner fanden sich oft ovale bis rundlich scheibenförmige, die bei der typischen Form nicht vorkommen. Auch zeichnete sich diese zart grüne, wenig höckrige Varietät durch ihre sehr lebhafte Metabolie aus. Sie ist bisher nur an einem Standort bei Tübingen im Wald von Bebenhausen gefunden worden.

Typus der Euglena acus.

Körper langgestreckt, schmal zylindrisch bis nadelförmig, nach vorne in ein farbloses, oben etwas abgestutztes Ende ausgezogen, nach hinten spitz zulaufend. Chlorophyllträger, wenn vorhanden, rund scheibenförmig. Entweder nur kleine Paramylonkörner oder einige besonders große, stabförmige. Metabolie verschieden lebhaft nach den Arten.

Euglena acus, Ehbg. S. 112. Taf. VII, Fig. 15; Duj. S. 364. Taf. V, Fig. 18; Perty S. 166; Stein Taf. XX, Fig. 10—13; Vibrio acus, Müller Anim. S. 59. Taf. VIII, Fig. 9—10; m. Taf. III, Fig. 21.

Körper sehr langgestreckt nadelförmig, nach hinten in eine lange Spitze verlängert, vorne in ein farbloses, halsartiges Ende übergehend. Paramylonkörner groß stabförmig. Cilie sehr kurz; Metabolie sehr gering.

Lg = 0,0117 mm,	Lg = 0,182 mm,
Br = 0,007 -	Br = 0.01 -

β mutabilis. Taf. II, Fig. 11.

Paramylonkörner meist klein, kurz zylindrisch; stark metabolisch.

Lg = 0,078 mm,
Br = 0,007 -

γ hyalina.

Tritt in zwei Formen auf; die eine (Taf. II. Fig. 10) entspricht der grünen Hauptform und besitzt noch den Augenfleck, die andere der Varietät β und zeigt letzteren nicht mehr.

Euglena acus ist durch ihre nadelförmige Gestalt sehr charakterisirt. In dem vorderen farblosen Ende liegt der enge, tiefgehende Membrantrichter und die langgezogene Hauptvakuole (Taf. II, Fig. 6). Die Membran ist wenig quellbar und nur zart spiralig gestreift. Die Cilie ist sehr kurz und wird immer gebogen getragen, die Vorwärtsbewegung ist schnell und gewinnt dadurch ein besonderes Aussehen, dass der lang und schmal nadelförmige, steife Körper mit seinem hinteren Ende fast in der Achse der Vorwärtsbewegung rotirt, während das vorderste Ende um dieselbe einen gewaltigen Bogen beschreibt. Die Gestaltsveränderungen sind gering; die Enden krümmen sich einwärts, seltener wird der Körper zusammengezogen oder spiralig gekrümmt.

Die Theilung findet im ausgestreckten Zustande statt, wie schon Ehrenberg beobachtete; eine Schleimhülle ließ sich bisher nicht nachweisen. Der Dauerzustand ist noch unbekannt.

Die Varietät mutabilis zeichnet sich durch den Mangel an den größern stabförmigen Paramylonkörnern und durch ihre sehr lebhafte Metabolie aus. Besonders gern krümmt sie sich seitlich ein, oft bis zu der Bildung einer Schlinge.

Euglena acus kommt mäßig häufig vor, aber selten gesellig an den gewöhnlichen Algenstandorten.

Euglena curvata, Klebs Taf. II, Fig. 12.

Körper in der Bewegung zylindrisch, nach vorne ein wenig verschmälert, stets bogig in einer Ebene oder spiralig gekrümmt. Weder Augen-

fleck noch Chlorophyllträger sind bisher beobachtet. Die Paramylonkörner sehr klein. Metabolie lebhaft.

Lg = 0,046 mm,
Br = 0,005 -

Euglena curvata ist nur selten nadelförmig, meist cylindrisch und nur nach vorne etwas verschmälert und wie bei acus abgestutzt. Die Membran ist zart gestreift. Die Vorwärtsbewegung ist sehr flink und behend; während derselben ist der Körper fast stets, aber in mannigfacher Weise gekrümmt. Die Gestaltsveränderungen gehen ähnlich wie bei acus β mutabilis vor sich, außerdem kann aber auch Euglena curvata sich zu einer dünnen Platte ausbreiten.

Theilung und Dauerzustand sind bisher nicht bekannt.

Euglena curvata fand sich mehrfach in ungeheurer Menge in faulenden Algenkulturen. Einerseits steht sie sehr nahe der Euglena acus, besonders durch deren Varietät β, andrerseits erinnert sie sehr an Menoidium pellucidum (Taf. II, Fig. 13).

Gattung 2. Phacus Nitsch.

Körper meist plattgedrückt, seltener zylindrisch; ohne Metabolie. In der Organisation sich wie Euglena verhaltend, nur 1 Cilie besitzend; Chlorophyllträger stets rund scheibenförmig. Paramylonkörner vorzugsweise scheibenförmig.

Die Gattung wurde von Nitsch gegründet für die von O. F. Müller beschriebene Cercaria pleuronectes. Ehrenberg stellte diese Art nebst Verwandten direkt zu Euglena, während Dujardin, die Starrheit des Körpers hervorhebend, die Gattung Phacus wieder zur Geltung brachte. Wir haben gesehen, daß innerhalb der Artenreihe von Euglena alle Übergänge von lebendigster Metabolie bis fast vollständiger Starrheit vorhanden sind, und es läge daher kein Grund vor, bloß wegen der letzteren die Gattung Phacus anzuerkennen, zumal einzelne Arten derselben z. B. Phacus pyrum noch entschieden metabolisch sind. Doch ist die Gattung beibehalten worden, weil sie sich auch in anderen Charakteren als eine einheitliche Gruppe erweist, besonders hinsichtlich der Körperform und des Baues der Paramylonkörner. Jedenfalls scheint mir die Auffassung Stein's, der die Phacusarten in eine besondere Familie der Chloropeltida stellt, nicht berechtigt.

Phacus pleuronectes Nitsch. Cercaria pleuron. O. F. Müller Anim. S. 135. Taf. XIX, Fig. 19—21; Euglena pl. Ehbg. S. 111. Taf. VII, Fig. 12; Phacus pleur. Duj. S. 336. Taf. V, Fig. 5; Perty S. 164; Stein Taf. XIX, Fig. 58—66.

Körper wenig länger wie breit, plattgedrückt, leicht gekrümmt dabei, am hinteren Ende plötzlich in eine schief abstehende farblose Spitze aus-

gezogen; am oberen Rande mit einer schief seitwärts vorspringenden Membranfalte versehen. Membran längsstreifig. Oberhalb des Kerns ein besonders großes scheibenförmiges Paramylonkorn.

Lg = 0,049 mm,
Br = 0,033 -

β brevicaudata.

Die Seitenränder des Körpers laufen am hinteren Ende nur spitz zu, ein abstehender Endstachel fehlt: kleiner.

Lg = 0,031 mm,
Br = 0,023 -

γ hyalina Taf. II, Fig. 17.

Dicker, und stärker gekrümmt wie α; ohne Chlorophyll und Augenfleck.

Lg = 0,036 mm,
Br = 0,026 -

δ triquetra, Euglena triquetra, Ehbg. S. 112. Taf. VII, Fig. 14; Phacus triquetra, Duj. S. 338; Perty S. 164.

Auf der konvexen Rückenseite mit einem scharf vorspringenden Längskiel; sonst wie α.

Phacus pleuronectes erscheint in mannigfachen Formen; sein vorderes Ende erscheint gewöhnlich dadurch zweilippig, dass auf der Rückenseite (d. h. der konvexen) sich in der Mitte eine schmale Membranfalte erhebt, die aber meistens nur wenig von der Rückenfläche vorsteht. Bisweilen geht diese Falte bis zum hinteren Ende und steht dann auch mehr kielartig vom Körper ab, womit der Übergang zu der Varietät δ triquetra gemacht wird, bei welcher regelmäßig solch ein Längskiel sich findet. Das hintere Ende des Körpers ist plötzlich in eine kurze farblose, schief gerichtete Spitze ausgezogen, die aber bei der Varietät β brevicaudata fast vollkommen fehlt.

Die Membran ist außerordentlich widerstandsfähig, quillt nur wenig in Säuren und Alkalien; sie ist deutlich längsstreifig. Die Steifen verlaufen weit von einander; außerdem beobachtet man sehr zarte dichte Spiralstreifen.

Die Stelle für das große, durch seine Lichtbrechung sehr auffallende Paramylonkorn ist ziemlich konstant, doch wechselt sie nach den einzelnen Formen. Bei der gewöhnlichsten größeren Form befindet es sich meist oberhalb, bisweilen auch unterhalb des Kerns, bei γ hyalina seitwärts nicht weit von der Hauptvakuole; besonders groß im Verhältniss zum Körper und immer gestellt zwischen Kern und Hauptvakuole ist es bei β brevicaudata.

Die Theilung geschieht nach Verlust der Cilie, in Ruhe, ohne besondere Schleimhülle. Doch an einer Lokalität beobachtete ich eine kleinere

Form, die mit einem dichten Schleimmantel umgeben war und sich auch innerhalb desselben theilte. Die Hülle bestand aus zahllosen radial gegen den Phacus gerichteten feinen Fäden, die mit Methylgrün dunkelblau wurden.

Phacus pleuronectes ist sehr verbreitet in kleinen Straßenlachen, wie größeren Sümpfen, und erscheint in großer Individuenzahl.

Die Varietät hyalina findet sich in freier Natur sehr vereinzelt unter andern Euglenen, entwickelt sich bei faulenden Kulturen oft in ungeheurer Menge. Das Cytoplasma ist gewöhnlich ganz erfüllt von kleinen scheibenförmigen Paramylonkörnern, die an die Stelle der Chlorophyllträger getreten sind.

Phacus alata, Klebs. Phacus triquetra Ehbg. bei Stein, Taf. XIX, Fig. 55—57.

Körper von der Gestalt des pleuronectes, aber an den seitlichen Rändern flügelartig verdickt, und zwar springt der Flügel auf der einen Seite stärker nach der Bauchfläche, auf der anderen mehr nach der Rückenfläche vor; in jedem Flügel ein großes, scheibenförmiges Paramylonkorn. Membran längsstreifig, wie bei pleuronectes.

Lg = 0,049 mm,
Br = 0,006 -

Diese Art scheint mir identisch mit der Form zu sein, die Stein als Phacus triquetra (Ehbg.) Duj. abbildet, von der sie jedoch durch ihren sehr eigenthümlichen Körperbau abweicht. Die flügelartige Verdickung der Seitenränder betrifft nicht gleichmäßig den ganzen seitlichen Rand, sondern ist auf der einen Seite nach vorne stärker als nach hinten; auf der andern verhält es sich gerade umgekehrt. Charakteristisch sind auch die beiden großen Paramylonkörner in je einem Seitenflügel. Phacus alata findet sich sehr zerstreut an ähnlichen Standorten wie pleuronectes und tritt auch meist gesellig auf.

Phacus longicauda (Ehbg.). Euglena longicauda, Ehbg. S. 111. Taf. VII, Fig. 13. Phacus longicauda, Duj. S. 337. Taf. V, Fig. 6; Perty S. 164; Stein Taf. XX, Fig. 1—3.

Körper plattgedrückt, länger wie breit, in eine lange farblose Endspitze verlängert, meist tordirt; oberhalb des Kerns ein großes, scheibenförmiges Paramylonkorn. Membran längsstreifig.

Lg (Stachel mitgerechnet) = 0,085 mm,
Br = 0,046 -

Phacus longicauda ist größer und langgestreckter wie pleuronectes und geht in einen sehr viel längeren Endstachel aus. Doch variirt die Länge desselben; bei manchen Individuen nimmt er nur ein Drittel der ganzen Länge ein, bei andern ist er so lang wie der übrige Körper. Letzterer ist sehr

selten flach, meist stark tordirt. Stein behauptet[1]), dass der Phacus sich langsam in die flache Form zurückkrümmen kann. In der Organisation verhält sich Phacus longicauda wie pleuronectes.

Phacus longicauda findet sich nicht selten, aber immer nur vereinzelt.

Phacus parvula, Klebs Taf. III, Fig. 5.

Körper plattgedrückt, eiförmig, mit schief abgestutztem vorderen Rande, hinten kurz zugespitzt: in der Mitte ein großes, scheibenförmiges Paramylonkorn. Membran nur zart spiralig gestreift.

Lg = 0,017 mm,
Br = 0,009 -

Diese kleine, durch ihre Gestalt leicht kenntliche Phacusart ist mehr als die früher erwähnten fähig, Schleim auszuscheiden. Sie bildet lockere Hüllen, in denen sie sich während der Ruhe aufhält und sich theilt. Doch findet häufig auch die Theilung ohne jede Hülle statt.

Phacus parvula ist sehr häufig und tritt immer gesellig auf an ähnlichen Lokalitäten wie Phacus pleuronectes.

Phacus oscillans, Klebs Taf. III, Fig. 6.

Körper plattgedrückt, eiförmig gekrümmt, mit den beiden seitlichen Rändern nach der konkaven Bauchfläche schwach eingerollt. Membran deutlich spiralig gestreift. Die Bewegung besteht in einem lebhaften Hin- und Herzittern.

Lg = 0,026 mm,
Br = 0,01 -

Phacus oscillans ist durch den gekrümmten Körper, der hinten in eine abgesetzte scharfe Spitze ausläuft, vorne zweilippig ist, von der vorigen Art auf den ersten Blick zu unterscheiden. Die Umrollung an dem einen Seitenrande ist vorne stärker als hinten, an dem andern verhält es sich umgekehrt. In der Mitte des Körpers oberhalb des Kerns findet sich ein großes scheibenförmiges Paramylonkorn. Die Theilung geht ohne Bildung einer Schleimhülle vor sich.

Phacus oscillans kommt nicht häufig und meist vereinzelt vor.

Phacus pyrum (Ehbg.). Euglena pyrum, Ehbg. S. 110. Taf. VII, Fig. 11. Lepocinclis pyrum, Perty S. 165. Taf. X, Fig. 8. Phacus pyrum, Stein Taf. XIX, Fig. 51—54.

Körper birnförmig, ein wenig von den Seiten zusammengedrückt, vorne breit abgerundet, hinten in eine lange, farblose Spitze endigend. Am vorderen Rande ist er auf der einen Seite etwas ausgehöhlt. Die

1) In der Figurenerklärung Taf. XX, Fig. 1—3.

Spiralstreifen der Membran sehr hervortretend. Paramylonkörner klein, scheibenförmig, in der Mitte des Körpers in zwei seitlichen Reihen.

Lg = 0,03 mm,
Br = 0,013 -

Phacus pyrum ist durch den birnförmigen, dabei etwas abgeflachten Körper und die wenigen stark hervorspringenden Spiralstreifen der Membran charakterisirt. Er unterscheidet sich von den früheren Arten auch dadurch, dass sich nicht ein besonders großes Paramylonkorn findet, sondern statt dessen eine Anzahl kleinerer.

Die Cilie ist so lang wie der Körper; die freie Bewegung geht regelmäßig wie bei Phacus pleuronectes, parvula vor sich. Diese Art besitzt noch geringe Metabolie. Namentlich die eben aus der Theilung hervorgegangenen Individuen können sich etwas zusammenziehen und wieder ausdehnen und den Endstachel seitwärts krümmen.

Die Theilung geschieht ohne Schleimhülle. Phacus pyrum kommt ziemlich häufig vor mit andern Euglenen und meist auch gesellig.

Phacus ovum (Ehbg.), Euglena ovum Ehbg. Lepocinclis globulus, Perty S. 165. Taf. X, Fig. 7. Euglena zonalis und fusiformis, Carter in Ann. and Mag. of Nat. Hist. Ser. III, Vol. III. 1859. S. 17. Taf. I, Fig. 15—17. Chloropeltis ovum, Stein S. 74, 146. Taf. XIX, Fig. 45—50.

Körper fast kugelig bis kurz zylindrisch, ein wenig plattgedrückt, am hinteren Ende mit einem scharf abgesetzten, kurzen, stumpfen Vorsprung versehen, vorne meist breit abgerundet. Membran deutlich spiralig gestreift. Paramylonkörner groß, ringförmig, je eines seitlich von der Hauptvakuole.

Die Art erscheint in zwei Formen.

a. globula.

Fast kugelrund, die Cilie 2—3mal so lang wie der Körper.

Lg = 0,021 mm,
Br = 0,016 -

b. cylindrica.

Zylindrisch, Cilie so lang wie der Körper.

Lg = 0,027 mm,
Br = 0,010 -

Die beiden Formen erhalten sich durch Theilung in der Kultur konstant; die von Carter beschriebene Euglena fusiformis würde ihrer Gestalt nach die Mitte zwischen a und b einnehmen. Stein schreibt dieser Art eine vorspringende Mundröhre zu, in Folge deren er sogar eine neue Gattung Chloropeltis bildet. Bei den allermeisten Exemplaren existirt jedenfalls

ein so weit vorspringendes vorderes Ende nicht, sondern dasselbe ist meist breit abgerundet, bisweilen abgestutzt, selten etwas spitzer vorgezogen. Einen Grund für eine neue Gattung[1]) darin zu erkennen, ist mir nicht möglich. Die Streifen der Membran sind bei Form b immer sehr dicht; bei a wechselt die Zahl der Streifen, so dass man Exemplare findet mit nur 6—8 Streifen, andere mit 18—20.

Die innere Organisation verhält sich wie bei früheren Arten. Charakteristisch sind die von Stein richtig erkannten beiden großen ringförmigen Paramylonkörner, welche im vorderen Theile des Körpers um die Hauptvakuole herum liegen.

Die Theilung ist bisher nur bei der zylindrischen Form beobachtet worden, geschieht ohne Schleimhülle.

Phacus ovum ist nicht sehr häufig, besonders nicht die kugelige Form, die auch nur vereinzelt auftritt, während die zylindrische in großen Schaaren beobachtet wurde.

Phacus hispidula (Euglena hispidula Eichwald, Chloropeltis hisp., Stein Taf. XIX, Fig. 41—44) ist bisher nicht von mir gesehen worden; ich verweise daher auf Stein's Abbildungen; so viel sich aus ihnen ergibt, gehört die Art zu den Phacusarten, wenn auch der Besatz mit Stacheln auffallend genug ist.

Gattung 3. **Eutreptia** Perty.

Körper in der Bewegung spindelförmig, stark nach hinten verschmälert. Membran sehr quellbar, sehr zart gestreift. Mit zwei Cilien; Chlorophyllträger scheibenförmig, ohne Pyrenoid. Paramylonkörner rundlich oder abgeflacht zylindrisch. Sehr metabolisch.

Nur eine Art ist bisher bekannt.

Eutreptia viridis, Perty S. 168. Taf. IX, untere Abth. Fig. 1, *a*—*e*; m. Taf. III, Fig. 15.

Diagnose der Gattung.

Lg = 0,049 mm,
Br = 0,013 -

Eutreptia viridis ist eine typische Euglene mit 2 Cilien. Perty hat sie entdeckt. Stein, der sie nicht näher beschreibt, noch abbildet, stellt sie zu seinen Astasiea. Sie entspricht in der Organisation einer Euglena viridis, doch sind die Chlorophyllträger immer scheibenförmig. Der Augenfleck, der neben der großen Hauptvakuole liegt, bildet eine sanft gekrümmte Scheibe von schwach röthlicher Färbung. Der Kern liegt meist im vorderen Theile oder in der Mitte des Körpers und zeigt einen deutlichen Nucleolus.

---

1) Außerdem müsste die Gattung, wenn man sie beibehalten wollte, nicht Chloropeltis, sondern Lepocinclis Perty nach den Regeln der Nomenklatur heißen.

Die beiden Cilien sind von der Länge des Körpers, zart und sehr empfindlich. Die freie Bewegung ist dieselbe wie bei Euglena viridis; während derselben treten auch Gestaltsveränderungen ein, die um so lebendiger werden, je mehr die Bewegung gehindert ist. Die Art der Metabolie ist die sehr charakteristische der Astasia margaritifera.[1]) Das schmale spitze Hinterende wird lang ausgezogen, dann strömt die ganze Körpermasse in dasselbe scheinbar hinein. Es schwillt an, und je mehr das vordere sich in das hintere Ende hineinzieht, rückt die Anschwellung mehr nach vorne, bis das schmal gewordene Vorderende in sie hineinfließt; in demselben Moment wird das Hinterende wieder ausgezogen, schwillt wieder an und so geht es fort. Alle diese Gestaltsveränderungen gehen dabei in höchst lebhafter Weise vor sich.

Eutreptia viridis ist ein sehr empfindlicher Organismus; nicht bloß, dass seine Cilien ohne erkennbare äußere Ursachen erkranken und abgeworfen werden; sehr bald hört auf dem Objektträger auch die Metabolie auf. Die Eutreptia rundet sich ab, eine lockere Schleimhülle aussondernd. So viel ich bis jetzt beobachtet habe, theilt sie sich in dem abgerundeten Zustande; doch ist es deshalb nicht ganz sicher, weil es nicht möglich war, die jungen Individuen nach der Theilung in Bewegung übergehen zu sehen, und dieselben in der Ruhe leicht mit einigen noch nicht näher untersuchten Euglenaformen verwechselt sein könnten.

In der Kultur hält sich Eutreptia viridis nur wenige Tage. Sie wurde bisher von mir nur in dem Bassin für Wasserpflanzen im botanischen Garten von Tübingen beobachtet.

Gattung 4. Ascoglena Stein.

Körper nach dem Typus der Euglena viridis gebaut, in einer festsitzenden, geschlossenen, braunen Hülle sich befindend; mit einer Cilie versehen, die so lang wie der Körper ist; Chlorophyllträger scheibenförmig mit Paramylonkernen. Nur eine Art.

Ascoglena vaginicola, Stein Taf. XXI, Fig. 35—36.

Diese Euglenacee ist von Stein entdeckt worden, der gute Habitusbilder davon geliefert hat; eine Beschreibung fehlt bisher.

Ascoglena vaginicola gleicht der Euglena gracilis. Der Körper besitzt im ausgestreckten Zustande eine spindelförmige Gestalt; seine Organisation ist dieselbe der eben genannten Euglene. Das Charakteristische für die Gattung wie Art ist ihr Aufenthalt in einer geschlossenen, bräunlich gefärbten Hülle, die gewöhnlich kurz gestielt an der Oberfläche des Wassers oder an Pflanzentheilen sitzt. Die Hülle, welche der Euglene weiten Spielraum für ihre metabolischen Bewegungen lässt, tritt in verschiedenen Formen

1) Vgl. Perty, Lebensf. S. 128.

auf; bisweilen ist sie eiförmig gegen das untere Ende verbreitert und in eine kurze Spitze verjüngt, bei anderen Individuen ist sie mehr spindelförmig, es finden sich auch bauchig erweiterte Hüllen, die oben in einen kurzen Hals verschmälert sind. Alle Hüllen zeigen feinkörnige Struktur und enthalten im fertigen Zustande Eisenoxydhydrat, welches ihnen die gelbe bis braune Färbung verleiht. Das vorderste Ende bleibt aber in allen Fällen frei von Eisen, ist farblos und weich; durch dasselbe dringt nach der Theilung, die, wie Stein richtig abzeichnet, in der Hülle vor sich geht, die eine junge Euglene ins Freie, um eine Zeit lang sich frei zu bewegen, sich dann festzusetzen und eine Hülle auszuscheiden. Nach der ersten Sekretion derselben, welche noch zart und schleimig ist, steht die Euglene in keiner unmittelbaren Verbindung mit der Hülle.

Gattung 5. **Trachelomonas** Ehrg.

Körper von der Organisation wie Ascoglena, von einer spröden, gelb bis braun gefärbten Panzerhülle umgeben, mit der er sich frei bewegt. Dieselbe ist geschlossen bis auf die Öffnung für das Bewegungsorgan, die lange Cilie.

Die Gattung Trachelomonas ist von Ehrenberg gegründet worden und wurde von ihm zu den Cryptomonaden gestellt, weil er die in der Panzerhülle steckende Euglene nicht genauer untersuchte. Denselben Fehler machte Dujardin, der die Gattung mit Cryptomonas in seiner Familie der Thecamonadiens vereinigte. Perty beschränkte auf die letztere die eigentlichen Trachelomonaden, andere Gattungs- und Artnamen als Ehrenberg einführend. Nachdem noch Cohn [1]) auf die Ähnlichkeit der Trachelomonas und Euglena hingewiesen hatte, vereinigte Stein beide in dieselbe Familie der Euglenideu.

Die Organisation der mir genauer bekannten Trachelomonasarten ist im wesentlichen dieselbe und entspricht der von Euglena gracilis, Ascoglena vaginicola. Es ist besonders die Panzerhülle, welche mannigfachen Modifikationen unterworfen ist, nach denen auch die Arten unterschieden werden. Die Membran ist stets sehr dünn und sehr quellbar, ihre Spiralstreifen sind sehr zart. Das Cytoplasma zeichnet sich durch seine grobnetzig-vakuolige Beschaffenheit aus. Die Chlorophyllträger sind scheibenförmig und besitzen meist ein kleines Doppelpyrenoid mit den entsprechenden Paramylonschalen. Die Cilie ist bei allen Arten sehr lang, 3—4 mal so lang wie der Körper; die freie Bewegung dieselbe wie bei den Euglenen. Alle Arten sind auch der Metabolie fähig, die besonders deutlich in die Erscheinung tritt, wenn die Cilie getödtet ist, und die in einem langsamen Zusammenziehen und Ausdehnen sowie in einem Herumrotiren innerhalb der Hülle besteht.

1) Cohn in Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IV. S. 277.

Die Panzerhülle ist in ihren wesentlichen Eigenschaften, der Sprödigkeit, der Färbung, die beide auf der Einlagerung von Eisenoxydhydrat beruhen, früher besprochen worden. Sie ist je nach den Arten sehr verschieden geformt und mit Stacheln und Höckern verziert. Da aber diese Strukturen sehr variabel sind, andrerseits die Jugendzustände der Hüllen von einzelnen Arten den fertigen Hüllen anderer sehr ähnlich sind, ist die Bestimmung der Arten immer etwas zweifelhaft.

Nach beendeter Zweitheilung innerhalb der Panzerhülle verlässt das eine der beiden Individuen dieselbe, sich durch die enge Cilienöffnung hindurchpressend (Taf. II, Fig. 19 a b). In das Freie gelangt, schwimmt es eine Zeitlang nackt umher und scheidet dann während der Bewegung die Hülle aus, die zuerst als eine lockere, farblose Schleimhaut erscheint, die allmählich erst erhärtet und die Eisenverbindung einlagert. Während dieser Ausbildung treten die schon vorher angelegten Stacheln und Höcker deutlicher hervor, die besonders reichlich das Eisen in sich aufnehmen. Auch hier ist die Euglena nach der ersten Abscheidung ganz getrennt von der sie locker umgebenden Hülle, deren Abhängigkeit in ihrer Ausbildung von der Euglena nicht näher erkannt worden ist.

Die Trachelomonasarten treten fast stets gesellig auf und oft in ungeheuren Schaaren. Ihre biologischen Eigenschaften sind wesentlich die der andern grünen Euglenaceen; doch besitzen sie nicht die Widerstandsfähigkeit von Euglena, Phacus, sondern gehen leicht zu Grunde, wenn ihre normalen Lebensbedingungen verändert werden. Bei manchen Arten beobachtet man ein Hinaustreten der Individuen aus ihren Hüllen ohne vorhergehende Theilung; ich sah es besonders bei Objektträgerkulturen. Stein behauptet, dass sie deshalb ihre Hülle verlassen, um sich außerhalb derselben zu theilen; doch ist diese Theilung nie bisher gesehen worden. Bei andern Arten findet eine Zersprengung der Hülle statt, z. B. bei Trachelomonas hispida, wenn man sie aus dem Kulturgefäß auf den Objektträger schafft. Eine biologische Bedeutung dieses Vorganges konnte bisher nicht ermittelt werden.

Trachelomonas volvocina, Ehbg. S. 48. Taf. II, Fig. 29; Duj. S. 328; Stein Taf. XXII, Fig. 1—11. Trypemonas volvocina, Perty S. 165. Taf. X Fig. 10.

Panzerhülle kugelrund bis breit oval, meist glatt, hellbraun; Cilienöffnung ringförmig verdickt.

Lg = 0,021 mm,	Lg = 0,010 mm
Br = 0,018 -	Br = 0,009 -

β rugulosa (Tr. rug., Stein Taf. XXII, Fig. 12—13.)

Panzerhülle zart runzelig auf der Oberfläche.

γ hyalina.

Mit Augenfleck, ohne Chlorophyll.

Trachelomonas volvocina ist die gemeinste Art, die in den meisten Algentümpeln in großer Menge vorkommt; sie variirt ziemlich in der Größe. Die Hülle erscheint auch bei der typischen Art nie ganz glatt, sondern fein granulirt, bei der Varietät β rugulosa treten deutliche Leisten auf ihrer Oberfläche hervor, so dass sie ein runzeliges Aussehen erhält. Statt des einfachen Verdickungsringes findet sich bei manchen Individuen eine kragenartige Verlängerung, die auch selbst in das Innere hineinragt.

Die hyaline Varietät ist ebenfalls häufig in faulenden Kulturen; ihre Panzerhülle ist mehr in die Länge gestreckt und auf der Oberfläche schwach runzelig.

Trachelomonas hispida, Stein Taf. XXII Fig. 20—34. Chaetotyphla volvocina, Ehbg. S. 252 Taf. XXII, Fig. 12; Chonemonas Schrankii, Perty S. 166. Taf. X Fig. 11, 12; m. Taf. II Fig. 19 *ab*.

Panzerhülle breit ellipsoidisch, mit kleinen spitzen Stacheln besetzt; meist dunkelbraun bis schwarz.

Lg = 0,031 mm	Lg = 0,020 mm
Br = 0,026 mm	Br = 0,015 mm

β cylindrica.

Klein, schmal zylindrisch, gelb gefärbt.

Lg = 0,018 mm
Br = 0,010 -

Trachelomonas hispida ist ebenfalls eine sehr gemeine Art. Die Cilienöffnung an der Hülle ist für gewöhnlich nur mit einem verdickten Ringe umgeben, bisweilen (Stein l. c. Fig. 22) auch kragenartig nach außen verlängert. Theilung ist sowohl von α wie β häufig beobachtet worden.

Trachelomonas lagenella, Stein Taf. XXII, Fig. 14—16; Lagenella euchlora, Ehbg. S. 45. Taf. II, Fig. 24.

Panzerhülle oval, am hinteren Ende abgerundet, glatt; Cilienöffnung mit einem zylindrischen glatten Kragen umgeben.

Lg (mit Kragen) = 0,03 mm
Br = 0,02 -

Ob diese Art eine selbständige ist, muss ich noch dahin gestellt sein lassen. Theilung habe ich bisher nicht beobachtet, und sie könnte sehr wohl nur eine Jugendform der nächsten Art sein. Die Stein'sche Art Trachelomonas bulla (l. c. Fig. 41—42) gehört aber entschieden hieher.

Trachelomonas caudata (Ehbg.), STEIN Taf. XXII, Fig. 39—40; Chaetoglaena caudata Ehbg; Chonemonas acuminata, PERTY S. 116. Taf. X, Fig. 14.

Panzerhülle eiförmig, hinten stark zugespitzt, mit Stacheln besetzt; ein hoher Kragen umgibt die Cilienöffnung.

Lg = 0,033 mm
Br = 0,020 mm

Die Panzerhülle dieser Art zeigt mancherlei Variationen; die Länge des hinteren Stachels variirt sehr, ebenso die Form, die Höhe des Kragens, der bald an seinem oberen Rande nur wenig gezackt ist, bald mit langen Stacheln besetzt erscheint. Statt des lang stachelartigen Hinterendes findet sich bisweilen ein starker, in mehrere Stacheln ausgehender Fortsatz.

Trachelomonas armata (Ehbg.), STEIN Taf. XXII, Fig. 39—40; Chaetotyphla armata und aspera, EHBG. S. 251. Taf. XXII, Fig. 10—11.

Panzerhülle breit ellipsoidisch mit kurzem Kragen, vorn und hinten mit zahlreichen längeren und kürzeren Stacheln besetzt, sonst glatt.

Lg = 0,042 mm
Br = 0,029 -

Diese Art zeichnet sich durch ihre Größe und ihren Stachelbesatz aus. Im ausgebildeten Zustande hat die Hülle einen kurzen, mit kleinen Stacheln besetzten Kragen; rings um ihn stehen in einigen konzentrischen Kreisen längere Stacheln. Der größere Theil der Oberfläche ist glatt, am hinteren Ende dagegen finden sich abwärts gerichtete 4—10 lange, starke Stacheln, um sie in Reihen zahlreiche kleine. Die Farbe der reifen Hüllen ist ein dunkles Braun.

Trachelomonas reticulata, KLEBS Taf. II, Fig. 20 *ab*.

Panzerhülle eiförmig nach hinten allmählich verschmälert, glänzend braun, mit sehr feinnetziger Struktur: die Cilienöffnung umgibt ein einfacher Ring. Die Euglene bisher nur farblos, aber mit Augenfleck beobachtet.

Lg = 0,026 mm,
Br = 0,017 -

Die Panzerhülle unterscheidet sich von der der früheren Arten durch die regelmäßige eiförmige, nach hinten verschmälerte Gestalt und ihre Struktur; sie erscheint auf ihrer Oberfläche durch kleine, an einander gereihte Sechsecke zierlich netzförmig. Die in der Hülle steckende Euglene hat einen länglich ovalen Körper, der an den Seiten meist leicht konkav ausgeschweift ist.[1]) Der Augenfleck ist groß und deutlich; von Chlorophyll

1) Ähnliche Ausrandungen finden sich übrigens bisweilen auch bei anderen Arten, z. B. caudata, hispida.

und seinen Trägern findet sich keine Andeutung. Trachelomonas reticulata trat mehrfach in zahlloser Menge in faulenden Algenkulturen auf; doch gelang es bisher nicht, die Theilung zu beobachten. Bei dieser Art fand ich während ihrer höchsten Entwickelungszeit in den Kulturen zahlreiche leere Hüllen; warum dieselben von ihren Bewohnern verlassen waren, wurde nicht festgestellt.

Gattung 6. **Colacium.**

Körper von der Organisation der Euglena viridis, mit seinem vorderen Ende festsitzend auf kleinen Krebsen etc., meist vermittelst besonderer Gallertstiele; Chlorophyllträger scheibenförmig, ohne Pyrenoid. Während der Zeit der freien Bewegung mit einer Cilie versehen; metabolisch.

Die Gattung ist leider in manchen Beziehungen nicht genauer bisher untersucht worden, aus Mangel an genügendem Material, insbesondere bezüglich des interessanten Verhaltens ihrer Arten, Gallertstiele zu bilden. Die gewöhnlichste Form, das Colacium vesiculosum, bei der in den von mir gesehenen Fällen übrigens die Gallertstiele kaum ausgebildet waren, besitzt die Organisation einer Euglena viridis, nur dass die Chlorophyllträger scheibenförmig sind; sie zeigen aber keine Paramylonkerne wie Ascoglena, Trachelomonas. Im Cytoplasma finden sich scheibenförmige Paramylonkörner. Die Metabolie ist ziemlich gering. In betreff der andern Arten Stein's, deren Selbständigkeit wohl noch nicht außer Zweifel steht, vergl. Stein. [1])

II. Gruppe. **Astasiae.**

Die Theilung geschieht während der freien Bewegung: die Cilie wird vorher nicht abgeworfen. Alle besitzen weder Augenfleck noch Chlorophyll, ernähren sich saprophytisch.

Die Gruppe der Astasien ist nur in so weit behandelt worden, um die Verwandtschaftsbeziehungen der grünen Euglenen in das richtige Licht zu setzen. Eine ausführliche Monographie muss erst noch geliefert werden; gerade bei den hierhin gehörigen Formen herrscht große Verwirrung, weil die bisher beschriebenen zu flüchtig untersucht, nie längere Zeit in Kulturen beobachtet worden sind; und doch wäre eine genauere Erforschung sehr wichtig, weil viele der in Infusionen gemeinsten Organismen in Beziehung zu den Astasien stehen. [2])

---

1) Stein III. 1. Taf. XXI, Fig. 17—34.

2) So viel sich aus den Zeichnungen Stein's entnehmen lässt, gehören in dieselbe Gruppe farbloser Euglenaceen: Heteronema acus, Taf. XXII, Fig. 57—59, Atractonema teres, Taf. XXIII, Fig. 35—41; die erstere rechnet Stein zu seinen Astasiea, die letztere zu seinen Scytomonadina. Die anderen Astasiea Stein gehören nicht hieher, sondern zu der Gruppe der Peranemeen (vgl. das Folgende).

Im Wesentlichen ist die Organisation der Astasien dieselbe, wie die der hyalinen Euglenen; die Trennung der beiden Gruppen kann nur eine vorläufige sein, einmal weil der Unterschied in der Theilungsart nicht sehr groß ist, und ferner, weil es auch noch nicht bewiesen ist, daß er ganz allgemein ist, da von einigen Euglenen wie Astasien die Theilung noch nicht bekannt ist. Im Folgenden sollen nur die kurzen Diagnosen gegeben werden, da die ausführlichere Beschreibung schon früher mitgetheilt worden ist.

Gattung 7. **Astasia** Ehbg.

Körper in der Bewegung langgestreckt, spindelförmig oder plattgedrückt mit einer Cilie. Membran spiralig gestreift. Metabolisch.

Es ist schon früher betont worden, dass die Sammelart von STEIN, Astasia Proteus, nicht von mir anerkannt wird. Wie sich die von STEIN beschriebenen Formen mit 2 Cilien den von mir erwähnten gegenüber verhalten, muss die weitere Forschung lehren.

Astasia margaritifera Schmarda[1]). PERTY Lebensf. S. 167; m. Taf. II, Fig. 16.

Körper in der Bewegung spindelförmig, nach hinten stark verschmälert. Membran nur undeutlich spiralig gestreift, in konzentrirter Essigsäure verquellend. Paramylonkörner klein, kurz abgeflacht zylindrisch.

Lg = 0,059 mm,
Br = 0,013 -

Die freie Bewegung ist dieselbe der Euglena hyalina, welcher Art Astasia margaritifera überhaupt sehr nahe steht. Sehr lebendig sind die Gestaltsveränderungen, welche wie bei Eutreptia viridis vor sich gehen.

Astasia inflata, DUJ. S. 357. Taf. V, Fig. 11; Astasia Proteus e. p., STEIN Taf. XXII, Fig. 48—50 (zum Theil mit 2 Cilien); m. Taf. II, Fig. 18.

Körper in der Bewegung meist plattgedrückt eiförmig; Membran stark spiralig gestreift, in konzentrirter Essigsäure nicht verquellend. Paramylonkörner größer und länger gestreckt als bei der vorigen Art.

Lg = 0,035 mm,
Br = 0,012 -

Die Metabolie dieser Art ist viel geringer als die der vorigen; doch findet auch während der Bewegung langsames Zusammenziehen zu einem fast zylindrischen Körper statt und Wiederausbreiten zu einer Fläche.

---

1) SCHMARDA, Kleine Beiträge zur Naturg. d. Inf. Wien 1846. S. 17. Taf. I, Fig. 5 (citirt nach PERTY).

Gattung 8. **Rhabdomonas** Fres.

Körper schmal zylindrisch, an beiden Enden abgerundet, häufig etwas gekrümmt; mit einer Cilie. Membran wenig quellbar, mit weit voneinander stehenden Längsstreifen versehen. Ohne Metabolie.

Nur eine Art.

Rhabdomonas incurva, Fres. Beiträge zur Kenntnis mikrosk. Org. S. 130. Taf. X, Fig. 46—47; Astasia Proteus (e. p.), Stein Taf. XXII, Fig. 53.

Die Theilung dieser in faulenden Algenkulturen sehr gemeinen Flagellate ist noch nicht beobachtet worden. Auch in manchen Einzelheiten ihrer Organisation ist noch einiges aufzuklären. Von dem vorderen, häufig etwas abgestutzten Rande führt eine sehr zarte Röhre bis in die Nähe der Hauptvakuole; doch konnte weder die Cilie in dieser Röhre noch die Pulsation der Nebenvakuolen beobachtet werden, weil bei den meisten Exemplaren gerade das vordere Ende mit Paramylonkörnern von zylindrischer Gestalt dicht erfüllt war.

Gattung 9. **Menoidium** Perty.

Körper flach sichelförmig, vorn in einen kurzen, oben abgestutzten oder zweispitzigen Hals verschmälert. Membran wenig quellbar, zart, dicht längsstreifig. Ohne Metabolie.

Menoidium pellucidum, Perty S. 174. Taf. XV, Fig. 19; Stein Taf. XXIII, Fig. 30—34; m. Taf. II, Fig. 13.

Lg = 0,039 mm,
Br = 0,007 -

V. Die Beziehungen der Euglenaceen zu den Peranemeen und den Infusorien.

Unter den anderen, bisher zu den Flagellaten gestellten Organismen scheint sich mir eine zweite natürliche Gruppe hervorzuheben, nämlich die Familie der Peranemeae, zu denen theils Astasieen, theils Scytomonadinen von Stein gehören. Er trennt die letzteren von den ersteren hauptsächlich wegen der fehlenden Metabolie, während er auf die Organisation weniger Rücksicht nimmt. Die Peranemeen sollen hier deshalb näher in Betracht gezogen werden, weil sie den richtigen Aufschluss über die Beziehungen der Euglenaceen zu den Infusorien geben.

Die Peranemeen verhalten sich in wesentlichen Verhältnissen wie die Euglenaceen, weichen von ihnen besonders durch die andere Ausgestaltung des Vorderendes ab, die im engsten Zusammenhange mit der veränderten Lebensweise steht. Alle besitzen in verschiedener Ausbildung eine Mund-

öffnung und einen besonderen Mundapparat. Nur einige Hauptformen sollen hier erläutert werden, im Anschluss an die guten Beschreibungen, die Bütschli schon von hierhergehörigen Formen geliefert hat, ohne sich über deren systematische Beziehungen näher auszusprechen.

Peranema Dujardin.

Körper in der Bewegung langgestreckt, etwas abgeflacht, am hinteren Ende abgestutzt oder breit abgerundet. Am vorderen sitzt eine lange starke Cilie; unterhalb des Ansatzes derselben der Mundapparat, bestehend aus zwei kurzen, oben zusammenhängenden, an der Innenseite der Membran befestigten Stäben.

Nur eine Art.

Peranema trichophorum, (Ehbg.), bei Stein Taf. XXIII, Fig. 4—10; Trachelius trichophorum, Ehbg. S. 322. Taf. XXXIII, Fig. 11; Peranema protracta, Duj. S. 354; Perty S. 168; Astasia limpida, Duj. bei Carter in Ann. and Mag. Ser. II Vol. XVIII. 1856. S. 115. Taf. VI, Fig. 45—48; Astasia trichophora, Clark in Ann. and Mag. Ser. IV, Vol. I. 1868. S. 250—254. Taf. VI, Fig. 45—46; Bütschli, Beiträge S. 248. Taf. XIV, Fig. 19 *ab*.

Peranema trichophorum ist eine oft beschriebene Flagellate, von der einige Organisationsverhältnisse aber mir nicht richtig aufgefasst erscheinen, welche gerade für die Beziehung zu den Euglenen wichtig sind.

Der Körper ist während der Bewegung langgestreckt, nach vorne etwas verschmälert, hinten meist abgerundet. Die äußerste Schicht, die von Bütschli als Hautschicht bezeichnet wird, verhält sich wie die Membran von manchen Euglena- und Astasia-Arten und ist scharf nach innen und außen abgesetzt; sie verquillt in konzentrirter Essigsäure und ist, wie Bütschli richtig angibt, ebenso Stein zeichnet, spiralig gestreift. Bei genauerer Untersuchung findet sich an den Streifen noch eine besondere Struktur. An ihnen entlang, häufig nur allein sichtbar, liegen dicht nebeneinander sehr kleine, schmal spindelförmige, isolirte Körperchen, welche bei den lebhaften Kontraktionen der Membran unverändert bleiben, dabei aber ihre Lage zu einander wie zur Längsachse des Körpers beständig wechseln und so ein klares Bild von der nach allen Richtungen stattfindenden Verschiebbarkeit der die hellen unverdickten Zwischenräume zusammensetzenden Membrantheilchen geben.

Wie bei den Euglenen besitzt das Vorderende eine besondere Differenzirung, die einerseits die Peranema an erstere anschließt, andrerseits sie davon unterscheidet. Die Cilie sitzt nicht in einem besonderen Membrantrichter, sondern am vordersten Rande in einem kleinen Einschnitt. Dagegen findet sich ein den Euglenen entsprechendes Vakuolensystem. Clark beschrieb zuerst eine kontraktile Vakuole bei Peranema. Bütschli sah das

Zusammenfließen derselben aus kleineren und bei einem Exemplar einen länglichen Flüssigkeitsbehälter, welcher die kleinen, später zusammenfließenden Vakuolen speisen sollte. Nach meinen Beobachtungen liegt etwas seitlich dem Rande zu eine Hauptvakuole mit pulsirender Nebenvakuole: sehr deutlich ist hier das Zusammenziehen der ersteren nach der Verschmelzung mit letzterer.

Unterhalb des Cilienansatzes befindet sich die für gewöhnlich geschlossene Mundöffnung, angezeigt durch einen zarten halbkreisförmigen Strich; unter ihr liegt der eigentliche Mundapparat, über den ins Klare zu kommen, wie Bütschli richtig bemerkt, nicht leicht ist. Er erscheint zusammengesetzt aus zwei dicht nebeneinander verlaufenden kurzen Stäben, die am oberen Ende im Bogen ineinander übergehen, am untern sich einander stärker nähern, sich plötzlich umbiegend, um in der Nähe der Hauptvakuole zu endigen; dieses letztere Verhältniss ist bisher übersehen worden. Carter hält den Mundapparat für ein steifes Rohr, Bütschli für eine im gewöhnlichen Zustande kollabirte Röhre, Stein für einen halbrinnenförmigen Schlundkanal. Die Beobachtung der Nahrungsaufnahme wird am besten Aufschluss über die Natur und Funktion des Apparates geben.

Dass Peranema feste Nahrung aufnimmt, war schon Ehrenberg bekannt, und gegenüber den Zweifeln von Dujardin, Perty wurde solche Aufnahme später nachgewiesen von Clark, Carter, Claparède und Lachmann, Stein. Bütschli ist aber der einzige, der die Nahrungsaufnahme direkt beobachtet hat. Nach ihm erweitert sich das dicht hinter der Geißelbasis gelegene Stück des Körpers trichterförmig und umschließt die aufzunehmende Nahrung. »Von diesem Trichter bemerkt man nun eine ziemlich ansehnliche, helle, von im optischen Durchschnitt als zarte Striche erscheinenden Wänden umgebene Röhre nach hinten führen, die zur Nahrungsaufnahme erweiterte Schlundröhre.« Meine Beobachtungen stimmen nicht damit überein; nach ihnen stehen die Stäbe nicht mit einer Schlundröhre in Verbindung, noch bilden sie eine solche, sondern stellen ein Organ für sich dar, das der Innenfläche der Membran anliegt und als Hilfsapparat bei dem Hineinschaffen der Nahrung in den Mund und von da direkt in den Körper dient. Peranema nährt sich vorzugsweise von Euglenen, indem sie namentlich die ruhenden anfällt. Sie legt sich mit ihrer einen Fläche dicht an dieselbe und bohrt sich langsam hinein. Mit Behendigkeit fährt dabei der in seiner Form unveränderte Mundapparat in dem Körper der Euglene umher, er wird bald vorgestreckt, bald eingezogen; es macht ganz den Eindruck, als wenn durch sein Hin- und Herfahren die inneren Theile der Euglene auseinandergerissen werden; man sieht während seiner Bewegung dieselben, wie z. B. Theile von Chlorophyllträgern, Cytoplasma etc., in die erweiterte Mundöffnung rücken und direkt in das Körperinnere hineingleiten. Ob dafür noch ein besonderer Kanal von dem Munde ausgeht, habe ich nicht beobachten können.

In betreff der Stoffwechselprodukte liegt keine genauere Untersuchung vor; die von Bütschli erwähnten rothbraunen bis bräunlich grünen Sekretkörnchen sind in vielen Fällen Zersetzungsprodukte der chlorophyllhaltigen Nahrung. Die meisten Individuen enthalten viele Paramylonkörner, von denen es sich bisher nicht entscheiden ließ, ob sie neu gebildet oder nur als Nahrung aufgenommen worden sind.

Die Cilie ist sehr lang und stellt einen an seinem unteren Theile schmal bandartigen, allmählich sich verjüngenden Faden dar Es ist bekannt, wie die Cilie hauptsächlich nur an ihrer Spitze während der Vorwärtsbewegung thätig ist, langsam hin- und herwedelnd. Sie ist viel unempfindlicher wie die Cilien der Euglenen, sie bleibt selbst bei sehr starkem mechanischen Druck am Körper befestigt. Jedoch kommt es häufig vor, dass die Cilie an der Spitze erkrankt; aber es wird dann nicht wie bei den Euglenen die ganze Cilie, sondern nur das erkrankte Ende abgeworfen. Es finden sich auch, wie Dujardin beobachtete, geißellose Peranemeen; man erhält sie, wenn man die Cilie durch Methylgrün tödtet; in diesem Falle wird sie ganz abgeworfen.

Die Vorwärtsbewegung der Peranema ist eine wesentlich andere, wie die der Euglenaceen; es hängt das mittelbar mit der thierischen Nahrungsaufnahme zusammen. Man kann überhaupt aus der Art der Bewegung ziemlich sicher erkennen, ob eine Flagellate sich thierisch oder auf andere Weise ernährt. Es findet keine regelmäßige Rotation statt, sondern der abgeplattete Körper gleitet auf der einen Fläche langsam hin, zum Theil durch das Wedeln der Cilienspitze, zum Theil durch die während der Bewegung stets stattfindenden Kontraktionen des Körpers. Die Metabolie wird besonders lebhaft bei gestörter Bewegung.

Die Theilung ist dieselbe wie bei Astasia, d. h. Längstheilung, während der freien Bewegung durch einseitige, am vorderen Rande beginnende Einschnürung. Stein gibt Abbildungen einiger Theilungsstadien. Genaueres ließ sich bisher nicht beobachten, speziell nicht die wichtige Frage nach Entstehung des neuen Mundapparates.

Der Dauerzustand ist bisher nicht beobachtet worden.

Peranema trichophorum ist sehr verbreitet, besonders an den Standorten von Euglenen. Merkwürdig ist die große Widerstandsfähigkeit, in der sie nach manchen Beziehungen die Euglenen übertrifft. Durch Druck gelingt es nicht, sie zur Erstarrung zu bringen, mag man sie auch zu einer ganz dünnen Platte quetschen; schließlich platzt die Membran; hebt man dann schnell den Druck auf, so schließt sie sich wieder. Das ausgestreute, schon geronnene Cytoplasma wird noch eine Weile herumgetragen, dann abgestoßen, die Bewegung, die Metabolie gehen darauf in normaler Weise vor sich. Dieser Versuch hat mir bei einer Euglene nicht bisher gelingen wollen.

Anisonema Dujardin.

Körper breit eiförmig, mit 2 Cilien von verschiedener Länge, die eine meist nach vorn, die andere rückwärts gerichtet. Der Mundapparat erscheint begrenzt von zwei langen, nach hinten konvergirenden, vorn zusammenhängenden Stäben.

Die Gattung ist von Dujardin gegründet, aber die Arten sind weder von ihm noch von Perty genauer beschrieben worden. Die erste sorgfältigere Untersuchung einer Art lieferte Clark; die besten Beschreibungen einiger Formen hat Bütschli gegeben und dieselben klar charakterisirt. Leider konnte Stein die Arbeit Bütschli's nicht mehr benutzen und hat in anderer Weise Gattungen und Arten unterschieden; ich schließe mich näher an Bütschli an, die Gattung durch die gegebene Diagnose charakterisirend.

Anisonema acinus, Duj. S. 345. Taf. IV, Fig. 27; Anisonema concavum, Clark Ann and Mag. Ser. IV, Vol. I, S. 254. Taf. VII, Fig. 65 bis 69; Anisonema grande (Ehbg.), Stein Taf. XXIV, Fig. 6—11; Anisonema acinus, Duj. bei Bütschli S. 253. Taf. XIV, Fig. 17 *a—c*; m. Taf. II, Fig. 33.

Anisonema acinus besitzt einen abgeflacht eiförmigen Körper, dessen Rückenfläche etwas gewölbt, dessen Bauchseite ausgehöhlt ist. Wie Bütschli hervorhebt, liegt die Aushöhlung der Bauchseite nicht völlig median, sondern erstreckt sich weiter nach rechts. Am vorderen Rande des Körpers, etwas seitlich von der Mediane findet sich eine kleine Einkerbung, in der die nach vorne gerichtete Cilie sitzt. Unterhalb derselben ist eine Vertiefung angedeutet, umgeben vorne und seitlich mit etwas aufgewulsteten Rändern der Bauchfläche; am untern Rande der Vertiefung, in der die Mundöffnung sich befindet, liegt der Mundapparat. Bütschli fasst ihn auch hier als Schlundröhre auf. Mir erscheint er (Taf. II, Fig. 33 *r*) wie bei Peranema begrenzt von zwei langen, nach hinten konvergirenden, vorne in einem Bogen zusammenlaufenden Stäben, die der Innenseite der Membran anliegen. Bei den von Bütschli gesehenen Exemplaren sind die Stäbe relativ kurz, die Länge scheint zu variiren, da sie bei vielen fast bis an das hinterste Ende reichten. Dass Anisonema acinus feste Nahrung aufnimmt, ist unzweifelhaft, doch die Art der Aufnahme ist unbekannt.

Die andere Cilie, die »Schleifcilie«, hat links seitwärts ihren Ansatzpunkt, sie läuft, wie Bütschli richtig angibt, in einem Bogen um den Mundapparat, auf der andern Seite desselben nach hinten. Eigenthümlich ist, was bisher übersehen, dass der unterste Theil der Cilie durch die Mundöffnung an der Innenseite der Membran bis dicht in die Nähe der Hauptvakuole verläuft. An diesem innern Theil ist die Cilie nicht beweglich, sie wird es erst an der Austrittsstelle aus dem Körper. Diese Anheftung der Schleifcilie tief im Innern des Körpers, neben der Hauptvakuole, erinnert ganz an die Euglenen.

Die Membran verhält sich wie bei Peranema, ist zart, sehr quellbar und stets spiralig gestreift; die Spiralstreifen, die weder Stein noch Bütschli zeichnen, verlaufen bald flacher, bald steiler, bisweilen fast in der Länge des Körpers. Das Vakuolensystem ist dasselbe wie bei Peranema. Bütschli beschreibt nur eine einfache kontraktile Vakuole. Im untern Theile des Körpers liegt der Kern (vergl. Bütschli S. 254; m. Taf. II, Fig. 33 *n*).

Von den beiden Cilien ist die kleinere nach vorne gerichtete das Bewegungsorgan. Die Anisonema gleitet auf ihrer Bauchfläche einher, ohne Rotation und Gestaltsveränderungen während der Bewegung. Die andere sehr lange Cilie wird nachgeschleift und an ihr schnellt sich, wie Clark und Bütschli schon erwähnen, der Körper rückwärts, wenn die Vorwärtsbewegung gestört wird, so dass dann die Schleifcilie nach vorne gerichtet ist. Ohne die Lage derselben zu verändern, dreht sich der Körper an der Stelle, wo die Schleifcilie aus ihm hervortritt, herum, das frühere Verhältniss ist wieder hergestellt. Häufig erkrankt unter dem Deckglas das Ende der Schleifcilie, zu einer Scheibe anschwellend; oberhalb der letzteren knickt sie sich ein und wirft das kranke Ende fort. Später wird die Bewegungscilie ganz abgeworfen, die Anisonema bewegt sich jetzt durch die schlängelnde Bewegung der vorher steifen Schleifcilie, die aber durch mehrmaliges Abstoßen des immer von neuem erkrankenden Endes schließlich zu einem Stummel wird, der dann fortgeworfen wird. Jetzt treten auch metabolische Bewegungen des Körpers ein, ganz ähnlich wie bei Peranema.[1])

Die Theilung verläuft nach dem Typus von Peranema, Astasia.

Eine sehr nahe verwandte Art ist Anisonema sulcata, Duj. S. 345, Taf. IV, Fig. 28; man vergleiche die Beschreibung von Bütschli, Beiträge S. 255, Taf. XIV, Fig. 18 a—f. Die wesentlichen Organisationsverhältnisse, wie Membran, Vakuolensystem, die beiden Cilien, der Mundapparat sind bei beiden Arten dieselben. Statt der Spiralstreifen fanden sich jedoch meist weit von einander abstehende Längsstreifen; andere Unterschiede finden sich bei Bütschli angegeben, ebenso die Beschreibung der Theilung.

Anisonema entosiphon (Stein). Entosiphon sulcatum, Stein Taf. XXIV, Fig. 17—25; m. Taf. II, Fig. 32 *ab*.

Die von Stein als Entosiphon sulcatum abgebildete Form, die er identifizirt mit der Anisonema sulcata Dujardin, welcher die von Bütschli beschriebene Form wohl richtiger entspricht, scheint mir in dieselbe Gattung hineinzugehören. Der Körper ist breit eiförmig, plankonvex. Am vorderen Rande sitzen in einer Einkerbung zwei Cilien, eine kürzere nach vorne und eine längere schräg nach hinten gerichtete. Unterhalb des Cilienansatzes befindet sich die Mundöffnung auf der vorne etwas ausgehöhlten Bauch-

1) Stein hat gerade wegen der angeblichen Starrheit des Körpers die Anisonema zu seinen Scytomonadinen gestellt, während er die metabolische Peranema zu den Astasieen rechnet.

fläche. Der Mundapparat erscheint gebaut wie bei Anisonema acinus, bildet hier aber einen von der Membran anscheinend getrennten flachen Körper, der abwechselnd vorgestülpt wird, wobei er sich verbreitert (Fig. 32b), und eingezogen wird, wobei er sich verengt (Fig. 32a). Diese Bewegung des Apparates hat Stein schon zum Theil beobachtet, ihn als Schlundröhre bezeichnend; nach seinen Zeichnungen stülpt er sich weit über den vorderen Rand vor, was ich bisher nicht beobachten konnte, ebenso wenig wie seinen röhrigen Bau. Die Nahrungsaufnahme konnte leider noch nicht gesehen werden, weshalb auch die Rolle des Mundapparats dabei noch sehr unklar ist; doch findet man auch hier wie bei acinus fast stets im Körper feste Nahrungsbestandtheile, meist Algenfragmente.

Die Membran ist beschaffen wie bei Anisonema sulcata, die Längsstreifen sind meist sehr deutlich, der Kern verhält sich wie bei der letztern Art und Peranema, ebenso das System der pulsirenden Vakuolen. Charakteristisch ist die Art der Bewegung; die längere Cilie wird nicht mehr steif nachgeschleppt und ist nicht mehr geeignet zum Rückwärtsschleudern, sondern wirkt auch bei der Vorwärtsbewegung mit, die in einem ruckweisen Vorwärtsstoßen und Hin- und Herzittern auf der Stelle besteht. Metabolie ist bisher nicht beobachtet worden.

Die Theilung verläuft wie bei früheren Arten; Stein gibt Abbildungen einiger Stadien derselben.

Anhangsweise mag hier eine Flagellate erwähnt werden, die zu den Peranemeen sicherlich gehört, bei der aber die Organisationsverhältnisse etwas verschoben sind; ich will ihr keinen Namen geben, da sie nicht sehr genau untersucht werden konnte. Der Körper (vergl. Taf. II, Fig. 21) ist plattgedrückt, hinten und vorne abgerundet, mit wechselnden Umrissen. Am Vorderrande sitzen zwei Cilien von verschiedener Größe, aber beide nach vorne gerichtet. Dicht neben ihrem Ansatz findet sich ein krummes Stäbchen von unbekannter Bedeutung. Die Lagerung der inneren Organe ist merkwürdig. Der Kern mit großem Nucleolus liegt im vorderen Theile des Körpers, das dem Mundapparat der Anisonemaarten entsprechende Organ, hier gebildet von zwei schwach gegeneinander gebogenen Stäben, liegt im hinteren Theile. In seiner Nähe liegt die Hauptvakuole mit pulsirender Nebenvakuole.

Die Vorwärtsbewegung ist wieder sehr charakteristisch, sie zeigt sich als ein träges Hin- und Herkriechen, verbunden mit beständigen, wenn auch nicht sehr starken Gestaltsveränderungen; die kurze Cilie wedelt sehr langsam, während die lange lebhafter sich schlängelt.

Die Länge beträgt 0,018 mm, Breite 0,007 mm.

So lückenhaft noch nach vielen Beziehungen die Kenntnisse von den Peranemeen sind, zu denen auch Petalomonas Stein, Zygoselmis Dujardin gehören, so genügen sie doch, um ein Bild ihrer Organisation und Lebensweise zu geben. Es ist klar, dass sie den Euglenaceen sehr nahe stehen,

sodass die systematische Zusammengehörigkeit nicht bestritten werden kann. Die Verbindung stellen besonders die hyalinen Euglenen, die Astasiaarten her. Die allen gemeinsamen Charaktere bestehen darin, dass sie sich frei bewegen, alle ein besonders differenzirtes Vorderende besitzen, an dem ein oder zwei Cilien sitzen, dass sie alle durch dieselbe Art der Längstheilung sich fortpflanzen und ihre Organisation, was Membran, Kern, pulsirende Vakuole betrifft, sich wesentlich gleich verhält. Gehen wir von den Astasien als der Mittelgruppe aus, sehen wir von ihr nach entgegengesetzten Richtungen zwei Entwicklungsreihen ausstrahlen; die Endglieder der beiden zeigen auffallende Verschiedenheiten; aber ganz allmählich gleichen sich gegen die Mittelgruppe hin die Unterschiede aus. Euglena viridis am Endpunkt der einen Reihe, Anisonema entosiphon an dem der anderen erscheinen fast wie Vertreter verschiedener Ordnungen; die erstere mit Chlorophyll und Augenfleck begabt, ernährt sich wie eine Alge, theilt sich wie diese in Ruhe in besonderen Hüllen; die letztere ohne diese Organe, dagegen mit Mundöffnung und besonderem Mundapparat, ernährt sich wie ein Infusor, theilt sich wie die meisten derselben in freier Bewegung. Nun sieht man aber allmählich in der Reihe der grünen Euglenen die Chlorophyllträger verschwinden; die Ernährung, dann auf Aufnahme in Wasser gelöster organischer Substanzen beruhend, ist nicht mehr an Licht gebunden; der Augenfleck wird rudimentär bei den hyalinen Euglenen, verschwindet bei den Astasien. Die Dauer der Bewegung wird von besonderer Bedeutung, weil es gilt, möglichst große Strecken zu durcheilen, um aus den immer nur sehr verdünnten Lösungen die Nahrung zu ziehen; die Theilung erfolgt auch während der Bewegung. Dann tritt eine neue Entwicklung ein, es bildet sich eine Mundöffnung und ein besonderes Organ, behilflich bei der Aufnahme fester Nahrung. Dieser Übergang erscheint wohl nur deshalb noch schroff, weil nur wenige Organismen von der großen Menge der Astasien, der Peranemeen genauer bekannt sind. Man kann sich aber vorstellen, dass der Membrantrichter der Euglenaceen zu dem Mundapparat der Peranema sich umgestaltet hat, dessen höchste Ausbildung bei Anisonema entosiphon erreicht wird. Mit der Aufnahme fester Nahrung ist auch die Art der Bewegung eine andere geworden; statt des regelmäßigen Vorwärtsdrehens der Euglenaceen zeigt sich ein scheinbar sehr unregelmäßiges Hin- und Hergleiten, -kriechen, -zittern des Körpers, weil es darauf ankommt, denselben nach möglichst verschiedenen Richtungen zu bringen, um die immer nur an zerstreuten Stellen vorhandene Nahrung aufzufinden.

Sehen wir nun einerseits die Peranemeen mit den Euglenaceen in engster Verbindung stehen, so weisen andrerseits die ersteren noch auf einen Zusammenhang mit den Infusorien hin. Nimmt man die Ciliaten als Haupttypus der Klasse, so umschließt sie Organismen von scharf begrenzter äußerer Form, die den herrschenden Begriffen nach einzellig sind, sich vermittelst verschieden gestalteter Cilien frei bewegen, ein oder mehrere

pulsirende Vakuolen besitzen und von einer dichteren peripherischen Haut umkleidet sind; alle pflanzen sich, so weit bekannt, nur durch Zweitheilung fort. Diese Charaktere passen vollständig auf die Euglenaceen und Peranemeen, sie passen mehr auf sie als auf die gewöhnlich zu den Infusorien gerechneten Acineten. Die meisten Ciliaten haben eine bestimmte Mundöffnung, oft mit besonderen Mundapparaten, und nehmen feste Nahrung auf; auch diesen Charakteren werden die Peranemeen gerecht, sie werden es mehr, als die zu den Ciliaten zählenden Opalinen. Kann es nun demnach wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die Peranemeen zu den Infusorien gehören, so gilt wegen ihres untrennbaren Zusammenhangs mit Euglenaceen dasselbe für die letzteren; darin stimme ich für diese Organismen mit Stein überein, wenn auch andere Wege mich dazu geführt haben. Andrerseits müssen Euglenaceen und Peranemeen sowie die daran sich anschließenden Flagellaten eine besondere Abtheilung der Infusorien bilden, entsprechend den Ordnungen der Hypotrichen etc., wegen des andern Typus der Bewimperung und sonstiger Verschiedenheiten in der Organisation. Welcher der vier jetzt anerkannten Ordnungen der Ciliaten die Peranemeen am nächsten stehen, lässt sich vorläufig nicht klar stellen; nach Stein finden sich Ähnlichkeiten mit gewissen Hypotrichen, besonders den Ervilina Duj.; darüber fehlt mir das Urtheil.

Die Frage stellt sich nun ein, was für Beziehungen andererseits zwischen den Euglenaceen und den Algen vorhanden sind, da mehrfach auf Grund von Beobachtungen die Vereinigung beider angestrebt worden ist. Diese Frage zu klären soll der nächste Abschnitt versuchen.

VI. Die Beziehungen der Euglenaceen zu den Algen.

Cohn [1]) war der erste, welcher bei der Untersuchung des Chlamydococcus pluvialis auch Euglena viridis genauer berücksichtigte; er fand, dass beide Formen ihrer Organisation wie Entwickelung nach sich wesentlich gleich verhielten. Selbst den Nachweis, dass Chlamydococcus Kontraktilität des Körpers besitzt, lieferte er; jedoch wegen der verschiedenen Energie derselben rechnete er die Euglena zu den Thieren, den Chlamydococcus zu den Pflanzen und hielt auch in einer späteren Arbeit [2]) daran fest, den Anschauungen von Bergmann und Leuckart [3]) gegenüber, welche die Euglenen als Pflanzen betrachteten. Gleichzeitig mit Cohn sprach sich Thuret [4]) dahin aus, dass einerseits die Euglena viridis sich wie Diselmis (Chlamydomonas) verhalte, beide aber, die Gruppe der Chlorozoides bildend, zu den Thieren zu rechnen seien. Die Volvocineen wurden seit Siebold, Cohn, Braun bald all-

1) Cohn in Nova Acta Leop. T. XXII. 2. 1850. S. 747.

2) Cohn in Nova Acta Leop. T. XXIV. 1. 1854. S. 208.

3) Bergmann und Leuckart, Vergleichende Anatomie und Physiologie. 1852. S. 133 (citirt nach Cohn).

4) Thuret, in Ann. des Sc. Nat. Sér. III. T. XIV. 1850. S. 249—250.

gemein als Pflanzen anerkannt, während die Stellung der Euglenen dagegen immer zweifelhaft blieb. Cienkowski [1]) betonte darauf wieder, dass Euglena vollständig einer Chlamydomonas, besonders aber einer Palmellacee entspreche und zu denselben gehören müsse. Ähnlich äußerte sich Hofmeister [2]), neuerdings Schmitz. [3]) Auch Stein hebt den engen Zusammenhang von Euglenen und Volvocineen hervor, stellt nun aber seinerseits der herrschenden Ansicht gegenüber die letzteren wie die ersteren zu den Infusorien, ohne weiter auf die durch die Botaniker so vielfältig dargelegte Verwandtschaft von Chlamydomonas etc. und anderer Algen einzugehen, besonders ohne auf die Arbeiten von Cienkowski Rücksicht zu nehmen. Es handelt sich also vor allem darum, die Beziehungen von Euglenaceen, den Chlamydomonaden unter den Volvocineen und den Palmellaceen klar zu legen. Die Schwierigkeit liegt daran, dass sich bei den augenblicklichen Kenntnissen nicht sagen lässt, was eigentlich Palmellaceen sind. Es soll daher zuerst versucht werden, auf Grund der vorliegenden Angaben und meiner eigenen Beobachtungen einige Haupttypen dieser sog. Palmellaceen hervorzuheben. [4])

Unter Palmellaceen verstand man früher chlorophyllhaltige Algen, die aus isolirten oder nur locker in Gallerte vereinigten Zellen bestehen, die sich durch vegetative Theilung oder durch Bildung von Schwärmsporen fortpflanzen. Seitdem Cienkowski [5]) nachwies, dass einzelne der dazu gerechneten Algen nur Entwickelungszustände höherer Algenformen z. B. Conferven etc. sind, wurde von ihm wie von andern die sehr zweifelhafte Selbständigkeit aller Palmellaceen betont. So viel uns längere Kulturversuche gestatten zu sagen, ist dieser Zweifel unbegründet für die meisten; es gibt genau so selbständige Formen wie unter allen andern Algenfamilien.

Die einfachste Form stellt die Gattung Pleurococcus dar, die vorläufig zu beschränken ist auf die zwei von Nägeli [6]) beschriebenen Arten. Pleurococcus vulgaris besteht aus kleinen kugligen Zellen mit der Struktur der chlorophyllhaltigen Algenzellen, d. h. er besitzt eine aus Zellulose bestehende Zellhaut, ein Cytoplasma mit meist konstanten zentralen Vakuolen, mit Chlo-

---

1) Cienkowski, Bot. Ztg. 1865. S. 24; Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. VI. 1870. S. 426.

2) Hofmeister, Pflanzenzelle. 1867. S. 29.

3) Schmitz, Chromatophoren. 1882. S. 14.

4) Es konnte hier nur darauf ankommen, ein kurzes Resumé zu geben; die ausführliche Arbeit über die Gruppe hoffe ich später liefern zu können.

5) Cienkowski, Über Palmellenzustand bei Stigeoclonium. Bot. Ztg. 1876; Zur Morph. der Ulotricheen, Mélanges biolog. etc. T. IX; Weitere Beobachtungen über den Palmellenzustand der Algen (Referat in Just's Jahresbericht. IV. 1876. S. 47).

6) Nägeli, Gattungen einzelliger Algen. Zürich 1849. S. 64—65; vgl. auch für das Folgende diese grundlegende Arbeit; ferner Kirchner in Schlesiens Cryptogamenflora. Bd. II. 1.

rophyllträger [1]), einem Kern, als Stoffwechselprodukt Stärke oder Öl enthaltend. Die Zellen des Pleurococcus, locker zu unregelmäßigen Haufen vereinigt, theilen sich nach allen Richtungen des Raumes durch Querwände. Die Alge lebt auf der Rinde von Bäumen das ganze Jahr hindurch, jede ihrer Zellen ist fähig, in einen Dauerzustand überzugehen, der darin besteht, dass die Theilung aufhört, die Zellhaut etwas sich verdickt, im Cytoplasma viel farbloses Öl auftritt (Stärke findet sich bei Pl. vulg. nicht). Diesen Lebensgang wie innern Bau verändert der Pleurococcus in keiner Weise, mag man ihn kultiviren auf Stein, Holz, Erde oder im Wasser. Ebenso verhält sich der aus stabförmigen Zellen bestehende, nur in einer Richtung des Raumes sich theilende Stichococcus bacillaris. Die zweite Art, der Pleurococcus miniatus Ng., der sich an Glasscheiben und Mauern von Gewächshäusern findet, zeigt eine höhere Ausbildung, insofern sein Chlorophyllträger einen Amylonkern enthält; die Theilung ist auch eine etwas andere, indem das Cytoplasma sich von der Zellhaut zurückzieht, sich in 2, dann 4 Zellen theilt, die, jede für sich, mit einer neuen Zellhaut sich umgeben. Jede Zelle ist auch hier fähig, in den Dauerzustand überzugehen. [2])

Wie Pleurococcus miniatus verhalten sich die Raphidiumarten. Bei diesen sind die Zellen spitz nadelförmig. Innerhalb der Zellulosehaut theilt sich die Zelle in 2, 4 oder mehr Tochterzellen, die, mit eigener Haut sich umgebend, häufig bei einzelnen Arten sehr lockere, aber oft bestimmt geformte Vereinigungen bilden. Beim Übergange in den Dauerzustand wächst die Zelle zu einem schmal eiförmigen Körper mit dicker Zellhaut und großem Reichthum an öligen Substanzen heran. An Raphidium schließt sich Scenedesmus an, welches sich nur dadurch unterscheidet, dass nach der Theilung die 4 oder mehr Tochterzellen [3]) in bestimmtem, nach den einzelnen Arten verschiedenem Zusammenhange bleiben und auch gemeinsam durch einen Quellungsprozess aus der alten Zellhaut befreit werden. Der Dauerzustand, in den jede einzelne Zelle übergehen kann, ist bei Scenedesmus acutus breit eiförmig mit kurzen Endspitzen.

Bei einer zweiten Gruppe der Palmellaceen leben die Zellen auch theils einzeln, theils locker vereinigt und theilen sich durch Querwände wie Pleurococcus vulgaris; außerdem findet noch eine Vermehrung durch Zoosporen statt, die durch succedane Zweitheilung der Zelle entstehen, von schmal eiförmiger Gestalt sind, sowie einen Augenfleck und 2 Cilien be-

---

1) Es ist ein Verdienst von Schmitz (Chromatophoren. S. 6), die geformten Chlorophyllträger vieler Palmellaceen erkannt zu haben.

2) Pleurococcus miniatus zeichnet sich durch Vorhandensein von Hämatochrom neben Chlorophyll aus; doch kann man auf Torfkulturen rein grüne Polster erziehen.

3) Man darf dieselben nicht als Gonidien resp. Zoosporen bezeichnen und deshalb die Gattung neben Pediastrum stellen, wenn sie auch einen Übergang zu den Hydrodictyeen macht.

sitzen [1]). Jede der Zoosporen wächst zu einem der Mutterzelle gleichen Individuum heran. Als Haupttypus möchte ich die neue Gattung Chlorosphaera annehmen, die den früheren Pleurococcus angulosus und ähnliche Formen umschließt; sehr verbreitet ist Chlorosphaera endophyta in Lemna minor. [2]) In der Reihe der Arten der Gattung zeigt sich eine Weiterentwickelung bestimmter Charaktere nach verschiedenen Richtungen. Einmal sieht man die vegetative Theilung spärlicher eintreten, die Zoosporenbildung wird fast das ausschließliche Mittel für die Vermehrung, so z. B. bei Chlorosphaera Alismae, die in todten Blättern von Alisma Plantago lebt. Bei andern Arten findet dagegen lebhafte vegetative Theilung statt, zugleich aber mit starker Gallertbildung, so dass zusammenhängende grüne Schleimmassen entstehen, so bei Chlorosphaera angulosa.

Die höchste Ausbildung der zuletzt besprochenen Formen erreicht die Gruppe der Tetrasporeen. Auch hier liegen die Zellen in Schleimmassen, die aber oft von bestimmter äußerer Form sind. Der Bau der Zellen ist wesentlich derselbe, wie bei früheren Formen. Die Vermehrung geschieht durch succedane Zweitheilung in der Art, wie bei Pleurococcus miniatus, die verquellenden Mutterzellhäute bilden den Schleim. Je nachdem aber die Theilung jeder Zelle mehr oder weniger weit vorschreitet, entstehen größere oder kleinere Tochterzellen, die beide fähig sind, zu Schwärmern zu werden; ob sie es werden, hängt zum Theil von äußeren Bedingungen ab, zum Theil von dem Entwickelungszustand der ganzen Schleimmasse. Beide, Makro- wie Mikrozoosporen [3]), haben 2 Cilien, eine pulsirende Vakuole und einen Augenfleck. Das Wichtigste ist, dass die Mikrozoosporen zu je zweien kopuliren und dass das Produkt ihrer Kopulation zum Dauerzustande wird. Doch ist dieser Entwickelungsgang erst bei wenigen genauer

---

1) Wahrscheinlich ist auch eine pulsirende Vakuole vorhanden; doch ist bisher nicht speziell darauf geachtet und sie wegen der Kleinheit der Zoosporen übersehen worden.

2) Es scheint mir durchaus nöthig, die zoosporenbildenden Formen, die bisher mit Pleurococcus vulgaris vereinigt waren, zu trennen, wegen der Veränderung des Entwickelungsganges, die die Zoosporenbildung veranlasst. Chlorosphaera endophyta bildet kuglige Zellanhäufungen, die zwischen den Epidermiszellen von lebender Lemna minor sitzen, nach außen hervorragend. Die einzelnen Zellen sind kuglig bis breit oval, enthalten zierlich netzförmige Chlorophyllträger mit zahlreichen Amylonkernen. Gehen die Zellen zur Zoosporenbildung über, wird die licht grüne Farbe zu einem gelblichen Braun.

3) Ich behalte die alten Ausdrücke Makro- und Mikrozoosporen hier deshalb bei, um damit zu bezeichnen, dass beide Formen sich ganz gleich im Bau verhalten mit Ausnahme ihres Größenunterschiedes; es scheint mir wichtig, diese Gleichheit trotz der verschiedenen Funktion hervorzuheben; bei manchen Algen haben die Mikrozoosporen die Fähigkeit, parthenogenetisch zu keimen, wie z. B. bei Ulothrix (Dodel in Pringsheim's Jahrb. Bd. X, S. 516), ferner, wie ich es mehrfach beobachtet habe, bei Chlamydomonas-Arten; asexuell sind die Mikrozoosporen von Chlamydococcus (vgl. Rostafinski, Mém. d. l. Soc. de Cherbourg 1875. T. XIX, S. 143).

bekannt. Kurz möchte ich hier deshalb auf die Lebensgeschichte einer Tetrasporee eingehen, die ich als Botryococcus terricola [1]) bezeichnen will.

Diese Alge bildete auf feuchter Erde dicke rundliche oder flach ausgebreitete Polster, welche aus kleineren traubig zusammenhängenden Zellhaufen bestanden. In denselben liegen in homogener Gallerte zahlreiche Zellen, meist zu 4, 8 oder 16 zusammen; jede derselben ist nach verschiedenen Richtungen des Raums theilungsfähig. In der ersten Entwickelungszeit des Gallertpolsters sind die Zellen lichtgrün und enthalten ein farbloses Öl; die meisten von ihnen besitzen schon 2 Cilien. Sobald die Gallerte in frisches Wasser gebracht wird, zerfließt der Schleim, die Zellen werden frei und schwärmen als Makrozoosporen umher. Nach längerer Zeit der Bewegung setzen sie sich zur Ruhe, umgeben sich mit einer Zellhaut und fangen an, sich lebhaft zu theilen. Die ersten Theilungsprodukte haben keine Cilien. Bei dem weiteren Wachsthum des Polsters tritt ein rother Farbstoff auf, wahrscheinlich Hämatochrom, die Theilungen folgen schneller auf einander, infolge dessen die Zellen durchschnittlich kleiner sind. Befeuchtet man jetzt, so treten die kleinen rothen Zellen als Mikrozoosporen hervor, kopuliren zu je zweien, und das Produkt ihrer Kopulation wird zum kugligen Dauerzustand.

Ähnlich verhält sich nach den Beobachtungen Reinke's Tetraspora. [2]) Die Makro- und Mikrozoosperen sind hier stärker durch die Größe unterschieden, beide gleich grün gefärbt.

Diesen Tetrasporeen stehen nun die Chlamydomonaden sehr nahe, worauf schon Cienkowski [3]) deutlich genug hingewiesen hat. Auf Torf kultivirt bildet Chlamydomonas große Gallertlager, in denen wie bei Tetraspora Makro- und Mikrozoosporen gebildet werden, die letzteren kopuliren auch hier behufs Bildung des Dauerzustandes. Wodurch sich die Chlamydomonaden im wesentlichen nur unterscheiden, liegt darin, dass sie bei normalen äußeren Bedingungen beständig in freier Bewegung begriffen sind und dass während derselben schon eine Zellhaut gebildet wird [4]).

1) Ob diese Form in der That zu der Gattung Botryococcus gehört, scheint mir nicht ganz sicher, da von der bisher bekannten Art, Braunii, nur Unvollständiges bekannt ist; vgl. über dieselbe Fresenius in Abhandl. d. Senckenbg. Gesellsch. Bd. II. S. 239. Taf. XI, Fig. 27—34; Kirchner, Schlesiens Cryptogamenflora Bd. II, S. 111.

2) Reinke in Pringsheim's Jahrbücher. Bd. XI. 1878. S. 541. Taf. XXVIII, Fig. 10 bis 15.

3) Cienkowski, Bot. Zeitg. 1865; id. Archiv für mikrosk. Anat. Bd. VI. 1870; was Cienkowski hier als Palmellaceen beschreibt, gehört größtentheils zu der oben charakterisirten Gruppe der Tetrasporeen, die nicht identisch ist mit der Nägeli'schen Unterfamilie gleichen Namens der Palmellaceen. (Nägeli, l. c. S. 63.)

4) Über die Kopulation der Mikrozoosporen von Chlamydomonasarten vgl. Rostafinski in Bot. Zeitg. 1871. S. 786; Reinhardt, Die Kopulation von Chlamydomonas pulvisculus. Referat in Just's Jahresbericht IV. 1876. S. 48—49. Auch bei den Chlamydomonaden lässt Stein die Kerne zweier konjugirter Individuen verschmelzen und eine Keimkugel sich bilden, aus der sich Embryonen, wahrscheinlich Chytridien, entwickeln.

So viel ergibt sich ohne Zweifel, dass die Chlamydomonaden, mit ihnen die Volvocineen überhaupt, auf das engste mit den Tetrasporeen, diese wieder mit andern Palmellaceen zusammenhängen. Ist nun richtig, was sowohl Stein wie Cienkowski von entgegengesetzten Standpunkten aus behaupten, dass die Euglenen mit den Chlamydomonaden zusammengehören, so müssen die ersteren auch zu den niederen chlorophyllhaltigen Algen gerechnet werden, mit demselben Rechte, wie sie vorhin zu den Infusorien gestellt wurden.

In Organisation und Entwickelungsgeschichte verhalten sich Euglenaceen und Chlamydomonaden aber doch wesentlich verschieden. Worauf Cienkowski, sowie Hofmeister ein Hauptgewicht legen, die Theilung der Euglena viridis in Ruhe in geschlossenen Häuten, die Bildung von Gallertmassen, ist von sekundärer Bedeutung; denn einmal zeigt nur ein kleiner Theil der Euglenaceen diese Verhältnisse, ferner sind dieselben für systematische Entscheidungen nicht brauchbar, weil solche Gallertbildungen bei den verschiedensten Algen, wie Cienkowski selbst nachgewiesen, vorkommen, nicht aber allen Palmellaceen zukommen; die Theilung in Hüllen zeigen aber auch typische Infusorien, wie Colpoda, Amphileptus, Lacrymaria etc. Vergleichen wir nun die Organisation einer Euglene und einer Chlamydomonas, resp. Tetraspora, so besitzt die erstere in ihrer Membran ein Organ, wie es bisher bei keiner Alge überhaupt bekannt ist. Es ist darauf Werth zu legen, weil diese Membran eine besondere Differenzirung des Protoplasmas ist, in weit höherer Ausbildung als die Hautschicht der Algen. Der Unterschied würde noch bedeutungsvoller sein, wenn sich durch die weitere Forschung die Hypothese von Schmitz und Strasburger bestätigen sollte, nach der alle pflanzlichen Zellhäute durch Umwandlung der Hautschicht entstünden. Ein fernerer wichtiger Charakter, den weder Chlamydomonas noch irgend eine Alge besitzt, ist die eigenartige Ausbildung des Membrantrichters, in dem die Cilie sitzt; und wenn bei den Peranemeen dieser Trichter verschwindet, so tritt der Mundapparat an seine Stelle. Was alle nach meiner Meinung zu den Flagellaten gehörigen Organismen besonders charakterisirt, ist die Art der Theilung, die der im Thierreich verbreitetsten darin entspricht, dass die eigentliche Trennung der in ihren inneren Organen schon getheilten Tochterzellen durch einseitige Einschnürung erfolgt [1]), während bei den Algen wie den meisten Pflanzenzellen eine mehr oder minder simultane Trennung erfolgt. [2]) Bei den Flagellaten verläuft die Einschnürung der Länge nach, am vorderen Ende beginnend.

Weitere wesentliche Unterschiede finden sich speziell zwischen Eugle-

1) Vgl. Flemming, Zellsubstanz etc. 1882. S. 243.

2) Besonders durch die Bildung der »Zellplatte«; vgl. Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung. III. Aufl. 1880. S. 341; bei der Theilung der Volvocineen wie vieler Palmellaceen erfolgt keine Zellplattenbildung, sondern, soviel sich beobachten lässt, ringförmige Einschnürung; eine einseitige ist mir nicht bekannt.

naceen und den Chlamydomonaden auch im Entwickelungsgange. Für die letzteren ist charakteristisch das Vorhandensein von Mikrozoosporen, die meist kopuliren und dann den Dauerzustand bilden. Bei Euglenen ist Ähnliches nicht bekannt, jede Zelle ist fähig, in denselben überzugehen. Auch das eigenthümliche, allen Euglenaceen zukommende Stoffwechselprodukt, das Paramylon mit seinen oft so eigenartigen Gestalten, kann schließlich als ein allgemeiner unterscheidender Charakter herangezogen werden. Palmellaceen wie Volvocineen besitzen entweder Stärke oder Öl. Neben diesen durchgreifenden Unterschieden finden sich noch zahlreiche kleinere, wie die lebhafte Metabolie sehr vieler Euglenaceen, die Starrheit der Chlamydomonaden, die andere Struktur des Bewegungsorgans, die verschiedene Ausbildung der pulsirenden Vakuolen, des Augenflecks etc. Es ist zuzugestehen, daß diese Charaktere nicht zwingen, die Euglenaceen prinzipiell von den Thallophyten auszuschließen, die in den Diatomeen, Myxomyceten, Schizophyceen so ganz heterogene Gruppen umschließen. Aber so viel wird aus Vorhergehendem klar geworden sein, dass die Euglenaceen nicht direkt mit Volvocineen oder Palmellaceen zusammengehören können, sondern eine scharf getrennte Gruppe für sich bilden. Warum mir die Vereinigung der Euglenaceen mit den Infusorien eine einfache Nothwendigkeit erscheint, liegt in dem früher dargelegten untrennbaren Zusammenhang mit den Peranemeen, die typische Infusorien sind. Ebenso nothwendig hängen aber die Chlamydomonaden mit Tetrasporeen und andern Palmellaceen, also mit den Algen zusammen.

Dass zwischen den grünen Euglenen und den Chlamydomonaden gewisse Berührungspunkte vorhanden sind, ist richtig; es sind die freie Bewegung, die pulsirenden Vakuolen, der Augenfleck, die Chlorophyllträger. Die beiden ersten Charaktere sind bekanntlich bei den verschiedensten niederen Organismen vorhanden. Der Augenfleck findet sich ebensowohl bei Räderthieren wie Algenzoosporen. Der Chlorophyllgehalt kam früher bei der Entscheidung der systematischen Stellung von Flagellaten nicht in Betracht, weil chlorophyllhaltige Infusorien, Spongien etc. bekannt waren. Nachdem jetzt durch die Entdeckung von Brandt[1]) bekannt ist, dass die Chlorophyllträger dieser Thiere ihrer Struktur und Theilung nach wie Algenzellen sich verhalten, ist auch sofort von botanischer[2]) wie zoologischer[3]) Seite erklärt worden, dass Thiere niemals Chlorophyllträger in dem Sinne wie die Pflanzen besäßen, dass das Chlorophyll der eigenste Charakter der letzteren sei. Nun gestattet der Mangel, resp. das Vorhandensein

1) K. Brandt, Über das Zusammenleben von Thieren und Algen; Sitzber. d. Naturf. Ges. Berlin 1881.

2) Vgl. Hansen, Geschichte der Assimilation und Chlorophyllfunktion. Arb. d. Bot. Inst. zu Würzburg. Bd. II, 1882. S. 539.

3) Brandt, l. c. S. 114; Hamann in Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. XXXVIII. 1882. S. 463.

des Chlorophylls bei den niederen Organismen nicht einmal eine spezifische, geschweige generische oder stärkere Trennung zweier sonst gleicher Formen. Und im Übrigen, was herrscht denn für ein prinzipieller Unterschied in dem Verhältniss der Chlorophyllträger eines Infusors, wie Paramecium Bursaria, und dem einer grünen Euglene? Bei beiden sind sie spezifisch geformte, wachsende, sich theilende Organe, die man mit gleichem Recht als Organismen auffassen kann; die Symbiose ist nur verschieden ausgebildet.[1] Die Chlorophyllträger des Parameciums sind selbständiger, höher ausgebildet und vermögen außerhalb ihres Genossen zu leben — für wie lange und mit welchen Veränderungen wissen wir nicht. Die Möglichkeit dieses freien Lebens unter geeigneten Bedingungen ist für die Chlorophyllträger der Euglene auch vorhanden. Andrerseits hängt weder bei Paramecium noch Euglena die augenblickliche Existenz an dem Dasein ihrer chlorophyllhaltigen Genossen.

Die Gemeinsamkeit gewisser Organisationsverhältnisse von Euglenen und Algenformen, besonders der Volvocineen und der Zoosporen, ist eine bedeutungsvolle Thatsache. Sie legt uns nahe, dass alle einem gemeinsamen Stamme entsprossen sind. Jedoch sehen wir in den Euglenen und Volvocineen, zwar noch halb schlummernd, aber dem schärferen Blick erkennbar, schon die trennenden Charaktere des pflanzlichen und thierischen Typus auftreten, die, in den divergirenden Organismenreihen sich höher und höher ausbildend, immer mehr und mehr sich von einander entfernen. Es gibt andere Organismen, selbst noch Flagellaten, wo diese Trennung viel undeutlicher ist.

Über einige Flagellaten, die zu den niederen chlorophyllhaltigen Algen gehören, und das System der letzteren.

Unter den von Stein als Flagellaten zusammengefassten Formen gibt es außer den Volvocineen noch einige andere, die typische Algen sind. Stein hat dieselben mit andern differenten Formen in seine nicht haltbare Familie der Hydromorina gestellt. Vor allem möchte ich auf den interessanten, als Chlorogonium euchlorum Ehbg.[2] bezeichneten Organismus hinweisen, der zwar schon vielfach in Einzelheiten beschrieben ist, von dem aber eine zusammenhängende Entwickelungsgeschichte noch nicht geliefert ist. Stein[3] hat eine Reihe guter Abbildungen gegeben.

1) Schimper. Bot. Zeitg. 1883. S. 112 macht schon darauf aufmerksam, dass möglicherweise alle grünen Pflanzen einer Vereinigung eines farblosen Organismus mit einem von Chlorophyll gleichmäßig tingirten ihren Ursprung verdanken.

2) Ehrenberg, Inf. S. 113. Taf. VII, Fig. 17.

3) Stein, l. c. Taf. XVIII, Fig. 6—29.

Chlorogonium euchlorum besitzt einen schmal spindelförmigen Körper (Taf. III, Fig. 14), dessen Organisation in den Hauptzügen von Schneider[1]) richtig beschrieben ist. Die Zellhaut ist dünn, anscheinend homogen, und zeigte bisher nicht die Cellulosereaktion mit Jod und Schwefelsäure. In dem vorderen farblosen Ende, an welchem zwei mäßig lange Cilien sitzen, liegt häufig eine helle, nicht kontraktile Vakuole, die auch vielfach zu fehlen scheint. Die eigentlich pulsirenden Vakuolen, die bisher übersehen worden sind, finden sich in Mehrzahl an bestimmten Stellen des peripherischen Cytoplasmas, sind sehr klein und scheinbar unabhängig von einander. Dicht unter der Zellhaut liegt wie bei Chlamydomonas der Augenfleck, der einen schwach gekrümmten schmalen Halbmond darstellt; herausgedrückt krümmt er sich fast kreisförmig. In der Mitte des Körpers liegt der rundlich ovale Kern mit kleinem Nucleolus. Der Form des Körpers entsprechend, findet sich eine gleichmäßig grüne Chlorophyllschicht; ob sie aus einem oder mehreren Chlorophyllträgern besteht, ist nicht untersucht worden; doch sind stets mehrere Amylonkerne vorhanden.

Die Vermehrung durch Theilung ist schon von Ehrenberg gesehen worden. Stein bezeichnet sie als diagonale und vergleicht sie der schiefen Längstheilung von Lagenophrys, eines peritrichen Infusors. Es zeigt sich aber, dass sich Chlorogonium nicht anders wie alle Chlamydomonaden theilt; die scheinbare Eigenthümlichkeit kehrt bei den äußerlich ganz ähnlich gebauten Raphidiumarten wieder. Nach der Theilung des Kerns theilt sich zuerst das Cytoplasma quer zur Längsachse (Taf. III, Fig. 18 a); gleich nach der Trennung wachsen die Tochterzellen und schieben sich aneinander vorbei, so dass es den Anschein hat, als wären sie durch eine ganz schiefe Wand getheilt. Jede Zelle theilt sich dann weiter in ähnlicher Weise wie Chlamydomonas. Die Theilung findet nicht in Ruhe, sondern während der Bewegung statt. Dasselbe kommt auch bei manchen Chlamydomonasarten vor, besonders bei einer der Chlamydomonas multifilis nahe stehenden Form. Trotz der Zertheilung der Zelle schwingen die alten Wimpern der Mutterzellhaut ungestört weiter; Stein macht auf zarte Verbindungsstränge aufmerksam, die die Cilien mit der ihnen zunächst liegenden Theilzelle verknüpfen. Auffallend ist aber doch die Unabhängigkeit der Cilienbewegung von der Individualität der Zelle, und die Beobachtung, dass sie auch dann noch fortschwingen, wenn sehr zahlreiche kleine Tochterzellen gebildet sind (Taf. III, Fig. 18 b), beweist, dass die bewegende Ursache nur an einer sehr eng begrenzten Stelle ihren Sitz hat.

Wie alle Chlamydomonaden bildet Chlorogonium Makro- und Mikrozoosporen; die ersteren, ungeschlechtlich, wachsen zu den beweglichen vegetativen Zellen heran; die Mikrozoosporen kopuliren. Den Austritt der-

---

1) Schneider, Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien. Müller's Archiv 1854. S. 197—199.

selben aus der alten Zellhaut hat Weisse [1]) zuerst gesehen, Kopulationszustände sind von Ehrenberg als Dyas viridis beschrieben, ferner von Stein beobachtet worden. [2]) Die Kopulation geht relativ langsam vor sich. Die beiden Zoosporen berühren sich mit ihren farblosen Spitzen; gewöhnlich ist eine Größendifferenz der kopulirenden bemerkbar. Man sieht in den häufigen Fällen, wo die Cilien vorher verloren gegangen sind, die kleinere sich in das farblose Ende der größeren langsam hineinbohren (Taf. III, Fig. 17 a—b). Die Kopulationsprodukte umgeben sich mit Zellhaut, wachsen noch eine Weile und gehen dann in den Dauerzustand über, der durch viel Hämatochrom roth gefärbt ist. Diese Ruhesporen müssen eine Zeit lang trocken liegen; je länger sie austrocknen (innerhalb nicht näher bekannter Grenzen), desto reichlicher keimen sie, z. B. nach einem halben Jahr besser als nach 3 Monaten, nach dieser Zeit reichlicher als nach 3 Wochen, wo nur wenige sich entwickeln. Die Keimung der Dauerzustände ist von Weisse [3]) richtig beobachtet worden und verläuft wie bei andern Chlamydomonaden. Innerhalb der Zellhaut theilt sich die Zelle in 4 Schwärmer, die zuerst durch Hämatochrom noch roth gefärbt erscheinen, später licht grün werden und sich in der besprochenen Weise theilen.

Chlorogonium euchlorum tritt sehr zerstreut auf, aber oft in ungeheurer Menge. Es gelingt nicht, es auf Torf längere Zeit zu kultiviren, weil ihm die Fähigkeit abgeht, Schleimmassen zu bilden. Nach einigen Wochen der Kultur geht auch die Alge, selbst bei günstigen Bedingungen, mit innerer Nothwendigkeit in Ruhe über.

Aus der ganzen Darstellung ergibt sich, dass Chlorogonium euchlorum eine typische Chlamydomonade ist.

Sehr interessant ist es, dass auch eine ganz hyaline Form des Chlorogonium existirt, ebenso bei andern Chlamydomonaden. Cohn [4]) machte darauf aufmerksam, daß die Flagellate Polytoma Uvella Ehbg. nichts anderes als eine Chlamydomonas hyalina sei. Die beste Beschreibung dieser sehr häufigen Alge hat Schneider [5]) gegeben, der aber zu dem Resultate kam, dass Polytoma ein Thier sei. Chlamydomonas hyalina findet sich in faulenden Gewässern und besitzt einen eiförmigen bis rundlichen Körper, vorne mit 2 Cilien, und unterhalb desselben ein Paar kontraktiler Vakuolen, bisweilen 3—4. Eine zarte Zellhaut umgibt das Cytoplasma, in dem ein deutlicher Kern liegt und das mit Stärkekörnchen erfüllt ist. Chlorophyll fehlt stets, ebenso ein deutlicher Augenfleck. Die Theilung geschieht während der Bewegung wie bei Chlorogonium und erfolgt genau wie bei Chlamy-

1) Weisse in Archiv f. Naturg. 1848. S. 65—71. Taf. V.

2) Die Nukleustheorie hat Stein auch hier, wie bei den Chlamydomonaden, verhindert, die Bedeutung der Kopulation behufs Bildung des Dauerzustandes zu erkennen.

3) Weisse in Archiv f. Naturg. 1856. S. 160—164. Taf. VI *A*.

4) Cohn in Nova Acta Leop. T. XXIV. 1854. S. 135—139.

5) Schneider in Archiv f. Naturg. 1854. S. 192—197. Taf. IX.

domonas. Mikrozoosporen sind aber bisher nicht beobachtet worden. Nach einigen Tagen enormer Entwickelung in einer Infusion geht Chlamydomonas hyalina in den Dauerzustand über, ohne dass bisher Kopulation gesehen werden konnte.

Eine andere farblose Chlamydomonas entspricht der Art multifilis, als deren Varietät man sie wohl ansehen muss. Die Zellen sind breit eiförmig, oft mit hinten weit abstehender Zellhaut, die oft deutlich längsstreifig ist. In dem farblosen Vorderende liegen zwei pulsirende Vakuolen; an der Peripherie ist ein Augenfleck vorhanden. Zahlreiche Stärkekörner sind in Form einer hohlkugeligen peripherischen Schicht gelagert, scheinbar entsprechend dem bei der grünen Form sich findenden Chlorophyllträger. Außerdem kommt im Cytoplasma ein farbloses Öl vor, von dem ein besonders großer Tropfen die Stelle einnimmt, an der bei der grünen Form der Amylonkern liegt. Stets sind 4 Cilien vorhanden, die Theilung erfolgt in Ruhe. Ebenfalls in solchen faulenden Algenkulturen wurde auch die farblose Varietät von Chlorogonium euchlorum bemerkt. Der Körperbau, die Theilung ist genau dieselbe, wie bei der grünen Hauptform, die Cilien sind durchschnittlich länger, die Größe etwas geringer (Taf. III, Fig. 16). Bei allen Individuen ist der Augenfleck erhalten; das hyaline Cytoplasma dicht mit Stärke erfüllt. Mikrozoosporen sind auch hier nicht beobachtet worden.

Man wird auch hier wie bei den Euglenen diese hyalinen Chlamydomonaden als Anpassungsformen der grünen an ein mit organischen Zersetzungsprodukten reich beladenes Wasser auffassen müssen. Auch hier wird der Augenfleck rudimentär und schwindet schließlich wie bei Chlamydomonas hyalina.

In der Familie der Hydromorina von Stein findet sich eine weitere typische Alge, das Chlorangium stentorinum (Ehbg.). Darin hat Stein vollkommen recht, diese Art von der Euglenaceengattung Colacium zu trennen, ihre wahre Stellung hat er aber nicht erkannt, obwohl schon vor ihm Cienkowski die Hauptzüge der Organisation und Entwickelungsgeschichte geliefert hat.[1] Ich kann dessen Angaben nur bestätigen, nicht erweitern und verweise auf ihn. Man wird wohl am besten die Gattung zu den Chlamydomonaden stellen.

Von den andern Hydromorinen gehört Pyramimonas[2] wohl zu den Flagellaten. Zweifelhaft müssen bis zu einer genaueren Untersuchung Chloraster Stein und Spondylomorum Ehbg. bleiben, obwohl letztere sehr wahrscheinlich eine Volvocinee ist. Dagegen hat schon Stein einige Formen zu den Chlamydomonaden gezogen, die bisher von den Botanikern nicht berücksichtigt worden sind, so Coccomonas orbicularis und Phacotus lenti-

1) Cienkowski in Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. VI. S. 427; vgl. ferner Stein III. 1. Taf. XIX, Fig. 1—8.

2) Vgl. Bütschli in Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX. S. 240.

cularis. Letzteren hat Carter[1]) sorgfältig beschrieben und nach seinen und Stein's Angaben verhält er sich wie ein Chlamydomonas mit sehr fester spröder Zellhaut.

Aus dem Vorhergehenden ergibt sich, dass die Chlamydomonaden eine Menge mannigfaltiger Formen umschließen. Früher ist gezeigt worden, dass dieselben mit den Tetrasporeen und damit anderen Algen eng zusammenhängen, und im Anschluss daran möge es hier gestattet sein, kurz die Hauptgruppen dieser niederen chlorophyllhaltigen Algen hervorzuheben. Nur sehr provisorisch kann das folgende System genannt werden, weil es nur die genauer bekannten Formen berücksichtigt, alle ihrer Entwickelung nach unbekannten bei Seite lässt, zu denen gerade der größere Theil der in den Handbüchern beschriebenen Palmellaceen und Protococcaceen gehört.

In der großen Reihe der Chlorophyceen heben sich die niederen sogenannten einzelligen Formen von den immer mehrzelligen konfervenartigen, wie auch den Siphoneen wenigstens derart ab, dass eine besondere Gruppirung passend erscheint; sie mögen mit dem von Kirchner[2]) angewandten Namen Protococcoideae bezeichnet werden.

Sie umschließen Chlorophyllalgen, die aus einzelnen für sich lebenden Zellen oder aus lockeren oder festeren, bestimmt geformten Zellvereinigungen bestehen, ohne Spitzenwachsthum und Astbildung sind. Die Vermehrung geschieht durch vegetative Theilung oder Zoosporenbildung; bei beiden Prozessen findet meist succedane Zweitheilung statt. Die geschlechtliche Befruchtung ist, wenn überhaupt vorhanden, isogam oder oogam.

Die bisherige Eintheilung dieser Protococcoideae in Palmellaceen, Protococcaceen, Volvocineen lasse ich fallen, weil nach meiner Meinung sie einerseits zu scharf, andrerseits zu wenig sondert; mir scheinen sich andere Gruppirungen hervorzuheben. Die Namen Palmellaceen und Protococcaceen sind deshalb fortgelassen, weil die Gattungen Palmella und Protococcus bis jetzt nur zweifelhafte Formen umschließen, manche als Arten derselben beschriebene unzweifelhafte Entwickelungszustände höherer Algen sind. Folgende Gruppen unterscheide ich unter den Protococcoideae.

Pleurococcaceae.

Zellen einzeln oder in lockeren Gallertverbänden, sich vermehrend durch succedane Zweitheilung; die Produkte der Theilung stets einander gleich, ruhend: jede Zelle ist fähig, in den Dauerzustand überzugehen.

1) Carter, On Fecundation in Eudorina elegans and Cryptoglena. Ann. and Mag. of Nat. Hist. Ser. III. Vol. II. 1858. S. 247. Taf. VIII, Fig. 25—27; Stein III. 1. Taf. XV, Fig. 63—71.

2) Kirchner in Schlesiens Cryptogamenflora. Bd. II. 1. Hälfte. S. 85.

Pleurococcus, Stichococcus, Dactylococcus (?), Raphidium, Scenedesmus, Porphyridium (?).

Die Gattung Scenedesmus repräsentirt die höchste Ausbildung dieser Gruppe, insofern die einzelnen Zellen schon fester zu bestimmt geformten Reihen verbunden sind; sie verbindet die Gruppe mit den Hydrodictyeen.

Chlorosphaeraceae.

Zellen einzeln oder in lockeren Verbänden, sich vermehrend durch succedane Zweitheilung. Die Produkte bestehen entweder in ruhenden Zellen — bei Querwandbildung und 2—4-Theilung der Mutterzelle, oder in Zoosporen — bei 8—Mehrtheilung. Die Zoosporen mit 2 Cilien, Augenfleck, pulsirender Vakuole (?) versehen; jede wächst zu einer der Mutterzelle gleichen Zelle heran. Jede Zelle ist fähig, in den Dauerzustand überzugehen.

Chlorosphaera.

Auf diese Gruppe ist schon vorhin eingegangen worden, ebenso auf ihre Beziehung einerseits zu den Tetrasporeen, andrerseits durch das Verschwinden der vegetativen Theilung zu den Endosphaeraceen. Aber es findet auch eine Verbindung mit Konferven statt; es gibt Formen, bei denen die Zweitheilung mit darauf folgender Scheidewandbildung in der Weise erfolgt, dass lockere Verbände in Form von Längsreihen entstehen, ganz entsprechend den so häufigen raumparasitischen Entocladiaarten. [1]

Tetrasporeae.

Zellen in Gallertverbänden oft von bestimmter Form. Die Vermehrung erfolgt durch succedane Zweitheilung: sowohl die durch 2—4-Theilung, wie durch 8—Mehrtheilung entstandenen Tochterzellen sind fähig, Zoosporen zu werden; sowohl die Makro- wie Mikrozoosporen haben zwei Cilien, Augenfleck und pulsirende Vakuole. Die Makrozoosporen wachsen jede für sich zu der Mutterzelle gleichen Zellen heran. Die Mikrozoosporen kopuliren, so weit bekannt; das Produkt der Kopulation wird zum Dauerzustand.

Tetraspora, Botryococcus, Apiocystis, Gloeocystis (?), Oocardium (?), Palmodactylon (?).

Die Gruppe der Tetrasporen schließt sich einerseits an die vorige an, noch enger an die folgende der Chlamydomonaden; aber sie zeigt auch bedeutsame Anknüpfungspunkte an die Ulvaceen, worauf Reinke schon hinwies. Die von ihm beschriebene [2] Monostroma bullosum Thur. unterschei-

1) Ich habe hier eine noch unbeschriebene Art im Sinn, welche sehr häufig in alten Lemnasprossen sich findet, verästelte Zellreihen bildet, die aber oft in einzelne isolirte Zellen zerfallen. Doch kommt, wie es scheint, hier schon Spitzenwachsthum vor, wie bei der von Reinke zuerst beschriebenen Entocladia viridis. (Bot. Zeitg. 1879. S. 476.)

2) Reinke in Pringsheim's Jahrb. 1878. Bd. XI. S. 534. Taf. XXVIII, Fig. 1—9.

det sich von Tetraspora und schließt sich den Ulvaceen dadurch an, dass die duch 2—4-Theilung entstandenen Zellen nicht mehr fähig sind, als Makrozoosporen zu schwärmen, sondern in der Gallerte ruhend sich weiter theilen und einen flächenartigen Thallus bilden. Durch 8—Mehrtheilung entstehen wie bei Tetraspora Mikrozoosporen, welche kopuliren.

Chlamydomonadeae.

Zellen einzeln für sich lebend, in freier Vorwärtsbewegung; während derselben oder in Ruhe sich durch succedane Zweitheilung vermehrend. Makro- wie Mikrozoosporen werden gebildet von der Organisation, wie bei Tetraspora. Die Mikrozoosporen kopuliren meist, die Kopulationsprodukte werden zu Dauerzuständen. [1])

Chlamydomonas, Chlamydococcus, Chlorogonium, Phacotus.

Den Übergang zu den sehr nahe verwandten Tetrasporen bilden die Chlamydomonasarten, welche noch fähig sind, bei gewissen äußeren Bedingungen Gallertkolonien zu bilden, in denen sie sich auch in Ruhe theilen.

Volvocineae.

Zellen vom Bau der Chlamydomonaden, in bestimmt geformten Kolonien vereinigt, in freier Vorwärtsbewegung. Ungeschlechtliche Vermehrung durch succedane Zweitheilung in Ruhe. Geschlechtliche Befruchtung isogam, wie bei der vorigen Gruppe, oder oogam.

Gonium, Stephanosphaera. Pandorina, Eudorina, Volvox. [2])

Die Volvocineen schließen sich, wie allgemein bekannt, direkt an die Chlamydomonaden an; doch scheint mir eine Trennung sehr passend. Die Bildung von Coenobien ist sehr charakteristisch; andrerseits müsste man mit demselben Rechte, wie Chlamydomonaden, auch die Tetrasporeen mit den Volvocineen vereinigen. Zwei wichtige Charaktere zeigen sich innerhalb der Volvocineen in steigender Entwickelung, die Unterordnung der Einzelzelle dem Ganzen gegenüber und die Art der geschlechtlichen Befruchtung. In beiden erreicht Volvox den Höhepunkt, zugleich das Ende der Reihe, weil ein weiterer Anschluss nicht bekannt ist.

Endosphaeraceae.

Zellen einzeln oder in lockeren Verbänden, sich vermehrend nur durch Zoosporen, die entweder ungeschlechtlich oder geschlechtlich differenzirt

1) Vgl. die früher citirten Arbeiten von Cohn, Cienkowski, Rostafinski, Stein; ferner Braun, Die Verjüngung in der Natur 1851. Goroschankin, Die Genesis bei den Palmellaceen. Russ. Referat in Just's Jahresb. III. 1877. S. 27. Letzterer hat ebenfalls die Chlamydomonaden von den Volvocinen abgetrennt, doch kann ich aus dem Referat nicht ersehen, in welchem Umfange. Auch Stein hat die Trennung vertreten, doch zieht er Gonium zu den Chlamydomonaden.

2) Die zahlreiche Literatur über diese Gruppe findet sich bei Stein III, 1.

sind. Jede für sich resp. das Produkt der Kopulation wächst zu einer der Mutterzelle gleichen Zelle heran; jede ausgewachsene Zelle ist fähig, in den Dauerzustand überzugehen.

Chlorochytrium [1]), Endosphaera, Phyllobium, Scotinosphaera [1]).

Neben diesen bisher spezieller untersuchten Formen werden vielleicht manche der als Protococcus-, Chlorococcusarten angeführten hierhin gehören; doch fehlt darüber Genaueres. Die Bildung der Zoosporen geschieht theils durch succedane Zweitheilung wie bei den Chlorosphaeraceen, mit welchen Formen wie Chlorochytrium Knyanum, andererseits Chlorosphaera Alismae die Verbindung herstellen; bei andern wie Phyllobium ist die Zelltheilung eigenartiger, übrigens noch wenig aufgeklärt. Die höchste Entwickelung erreicht die Gruppe in Phyllobium, bei dem die kopulirenden Zoosporen in größere und kleinere gesondert sind, und welches durch die Bildung schlauchartiger Zellen an Botrydium und damit den Siphoneen sich anschließt.

Characieae Reinhardt.[2])

Zellen für sich lebend, festsitzend; sie vermehren sich nur durch Zoosporen, die durch succedane Zweitheilung entstehen; es gibt Makro- und Mikrozoosporen, beide sind aber ungeschlechtlich.

Characium. Ophiocytium (?).

Die Stellung dieser Gruppe ist noch wenig sicher; man kann sie als eine Weiterentwickelung der Chlorosphaeraceen bezeichnen, nach anderer Richtung als die Tetrasporeen. Wie bei diesen finden sich Makro- und Mikrozoosporen, entstehend durch succedane Zweitheilung; aber keine Gallertkolonien werden unter normalen Verhältnissen gebildet, wenn auch die Characien dazu fähig sind. Die Abgrenzung von den Endosphaeraceen ist noch nicht klar.

Hydrodictyeae.

Zellen in bestimmt geformten Verbänden. Vermehrung durch Makrozoosporen, die innerhalb der Mutterzelle sich sofort zu der ihnen eigenen Kolonie vereinigen. Ferner sind Mikrosporen vorhanden, die, soweit bekannt, kopuliren. Das Produkt der Kopulation wird zum Dauerzustande.

Hydrodictyon, Pediastrum, Coelastrum, Sorastrum, Sciadium (?).

Die Hydrodictyen stellen nach einer anderen Seite als die Volvocineen einen Höhepunkt, zugleich das Ende einer Entwickelungsreihe dar. Sie verhalten sich den Volvocineen darin gleich, dass die Zellen behufs Bildung eines einheitlichen Ganzen ihre Selbständigkeit aufgeben. Am genauesten

---

1) Vgl. über diese Formen Klebs, Bot. Zeitg. 1881.

2) Reinhardt, Entwickelung der Characien, Referat der russ. Arbeit in Just's Jahresbericht IV. 1878. S. 50. Die Familie ist in anderer Begrenzung als die gleichnamige Unterfamilie der Palmellaceen von Nägeli angenommen.

bekannt ist durch Braun[1]), Pringsheim die Entwickelungsgeschichte von Hydrodictyon. Bei Pediastrum, Coelastrum sind Mikrozoosporen auch vorhanden, ihre Kopulation aber noch nicht beobachtet.

Wie diese Gruppirung der Protococcoideae zeigt, bilden dieselben eine nach sehr verschiedenen Richtungen hin ausstrahlende Formenreihe, die in einzelnen Gliedern ausläuft, ohne weiteren Anschluss, die andrerseits die Anfänge neuer weiter reichender Entwickelungsreihen umfasst. Die Protococcoideae bilden den Ausgangspunkt für die verschiedenen neben einander herlaufenden Formenreihen der übrigen Chlorophyceen; die Endosphaeraceen schließen an die Siphoneen, die Tetrasporeen an die Ulvaceen, die Chlorosphaeraceen an die Confervaceen an. Diese letzteren speziell mit Oedogoniaceen und Coleochaeteen bilden aber, worauf de Bary[2]) nachdrücklich hingewiesen, diejenigen Thallophyten, die direkt in die große aufsteigende Reihe der Bryophyten, Pteridophyten, Gymnospermen und Angiospermen ausmünden. Die ersten Anfänge der letzteren — so müssen wir annehmen — ruhen in den einfachsten Formen der Protococcoideae; darum sind dieselben von besonderem Interesse und großer Bedeutung.

Die Peridineen des süfsen Wassers.

Die Peridineen bilden eine von Ehrenberg[3]) gegründete natürliche Gruppe, zu welcher er polygastrische Thiere ohne Darmkanal mit Panzer und einer Querfurche, sowie mit einem Wimperkranz zählte. Doch brachte er zu der Familie einige Formen, wie Chaetotyphla, Chaetoglena, die Dujardin[4]) richtiger zu seinen Thecamonadiens stellte. Letzterer nahm die Peridineen in seine Abtheilung der geißeltragenden Infusorien auf, worin Perty[5]) ihm folgte. Dagegen gründeten Claparède[6]) und Lachmann wegen des Wimperkranzes in der Querfurche für die Peridineen eine besondere Klasse, die Cilioflagellata. Leuckart[7]) gab bei der Besprechung der Arbeit

1) Braun, Die Verjüngung in der Natur; Pringsheim, Über die Dauerschwärmer des Wassernetzes, Monatsber. d. Berl. Akad. 1860; Die Kopulation der Mikrozoosporen ist von Suppanetz beobachtet; vgl. Rostafinski in Mém. d. l. Soc. nat. des Sc. de Cherb. 1875. T. XIX. S. 152.

2) de Bary, Zur Systematik der Thallophyten. Bot. Zeitg. 1881. S. 8 u. 15—16.

3) Ehrenberg in den Abhandl. der Berliner Acad. 1830. S. 58. Inf. 1831. S. 249.

4) Dujardin l. c. S. 371.

5) Perty, Lebensformen. S. 161.

6) Claparède et Lachmann, Études I. S. 392—412.

7) Leuckart in Archiv f. Naturg. 1861. Bd. II. S. 253; auch später ebenda 1872. Bd. II. S. 333 spricht er seinen Zweifel betreffs der Thiernatur der Peridineen aus.

von Claparède seine Meinung dahin kund, dass die Peridineen wohl besser zu den Pflanzen zu rechnen seien. Stein [1]) betonte wieder sehr lebhaft die thierische Natur dieser Organismen, lieferte zuerst eine genauere Beschreibung der Körperformen der Süßwasser-Peridineen und suchte, wenn auch mit weniger Glück, die Entwickelungsgeschichte aufzuklären. Er stellt sie als zweite Hauptgruppe in die Klasse der Flagellaten. Warming [2]) erwähnte der Peridineen mehr beiläufig; infolge seiner Beobachtung, dass dieselben eine Cellulosemembran, ferner Stärke und einen Farbstoff ähnlich dem Diatomin besitzen, kam er dazu, die Peridineen für Algen zu halten und ihnen einen Platz zwischen Diatomeen und Desmidiaceen anzuweisen. Eine ausführliche Monographie lieferte Bergh [3]), der sie als Cilioflagellaten und im Sinne von Claparède und Lachmann als Bindeglied zwischen Flagellaten und Ciliaten auffasst, spezieller zwischen Thecaflagellaten und Peritrichen. Das Werk von Bergh enthält zahlreiche schöne Beobachtungen über äußere Körperform und Beschaffenheit der Zellhaut, berücksichtigt innere Organisation und Entwickelungsgeschichte weniger. Neuerdings hat dann Pouchet [4]) die Ansicht vertreten, dass die Peridineen zu den Noktiluken in engster Beziehung stehen. Solche Differenzen in der Meinung der einzelnen Forscher über die Stellung der Peridineen lassen sich nur dadurch erklären, dass über diese merkwürdigen Organismen noch sehr vieles im Dunkeln ist, was zum großen Theil an der schwierigen Untersuchung dieser leicht vergänglichen und undurchsichtigen Wesen liegt. Leider sind auch meine Beobachtungen nicht in dem Grade vollständig, dass ein klares Verständniss herbeigeführt worden wäre; vor allem war es mir nicht möglich, am Meere die Peridineen zu untersuchen, und sie erreichen gerade dort ihre höchste Entwickelung. Doch sollen im Folgenden wenigstens einige Hauptpunkte betreffs der Organisation hervorgehoben werden, gegenüber den bis jetzt herrschenden unrichtigen Anschauungen.

Hinsichtlich der Systematik schließe ich mich Stein an, nicht aus dem Grunde, weil ich seine Ansichten theile; im Gegentheil, mir erscheint seine Anordnung, die nur auf der äußeren Beschaffenheit des Körpers beruht, die bisweilen dazu nicht richtig angegeben, sehr verbesserungswürdig. Doch hätte eine systematische Bearbeitung der ganzen Gruppe ohne Berücksichtigung der marinen Formen wenig Sinn, und so soll sie vorläufig unterbleiben.

---

1) Stein III, 1. S. 88—97.

2) Warming, Om nogle ved Danmarks Kyster levende Bacterier; Vidensk. Medd. Kjobenhavn 1875. S. 414 (citirt nach Bergh).

3) Bergh, Der Organismus der Cilioflagellaten. Morph. Jahrbuch Bd. VII. 1882. S. 177—288.

4) Pouchet, Sur l'évolution des Peridiniens etc. Comptes rendus. T. XCV. 1882. S. 794—796.

Körpergestaltung und Zellhaut.

Die äußere Gestaltung der Hauptformen von den Süßwasser-Peridineen hat Stein meist richtig beschrieben; für die marinen ist dasselbe von Bergh geschehen.

Bei dem Hemidinium nasutum St.[1] (Taf. II, Fig. 27 a b) ist der gelb gefärbte Körper eiförmig, etwas abgeflacht und zeigt eine verschieden organisirte Bauch- und Rückenfläche; in dem Sinne, dass die letztere (Fig. 27 a) dem Beschauer zugewendet ist, kann man bei beiden von einer rechten und linken Seite sprechen. In der Mitte des Körpers läuft schwach spiralig eine seichte Querfurche, die an der linken Seite der Bauchfläche ein wenig aufsteigt und vor der rechten Kante aufhört (Fig. 27 b). Auf der Rückenfläche steigt die Furche nach unten und hört ebenfalls vor der rechten Kante auf. Durch die Querfurche wird der Körper in einen vordern und hintern Theil getrennt; am letztern, so bezeichnet, weil er bei der Bewegung rückwärts gerichtet ist, findet sich auf der Bauchfläche eine Längsfurche, die bis zur Querfurche reicht.

Hemidinium, das nach Stein nur eine resistentere Rindenschicht besitzen soll, hat eine abhebbare, nach außen und innen abgegrenzte Zellhaut, die in Kali etwas, in Schwefelsäure stärker quillt, sich mit Jod gelb, mit Chlorzinkjod braun färbt; eine Blaufärbung konnte bisher nicht erzielt werden.

Die Zellhaut erscheint feinkörnig, bisweilen feinstreifig.

Die Gattung Gymnodinium ist nach Stein[2] durch ihren nackten Körper charakterisirt. Gymnodinium fuscum tritt in mannigfachen Gestalten auf, ist zylindrisch bis fast kuglig, oft nach den Enden verjüngt, immer etwas abgeplattet. Wie bei der vorigen Art findet sich auch hier eine Querfurche, auf der Bauchfläche nur bis zur Mitte, auf dem Rücken bis zur rechten Kante reichend. Die Längsfurche auf der Bauchfläche (Taf. II, Fig. 26) durchschneidet die Querfurche und reicht in den vorderen Körpertheil hinein. Zur Zeit der Ruhe besitzt der Körper eine sehr zarte, aber deutlich abgegrenzte Zellhaut, die mitunter durch Chlorzinkjod schwach violett sich färbte; ob sie auch während der Bewegung immer vorhanden ist, weiß ich nicht. Diese Art zeichnet sich durch ihre lebhafte Schleimbildung aus, die bisher übersehen worden ist. Setzt man zu einem Tropfen, der zahlreiche sehr bewegliche Gymnodinien enthält, verdünnte wässrige Methylgrünlösung, so erscheint um die allermeisten in dem Moment der Berührung mit dem Farbstoff eine intensiv dunkelblaue Schleimhülle. Selbst wenn man mit Osmiumsäure oder Pikrinsäure vorher fixirt, lässt sich diese Schleimhülle nachweisen und sie zeigt dann oft eine sehr schöne stäbchenförmige Struktur (Taf. II, Fig. 26). Die Substanz der Hülle färbt sich nicht mit Karmin, noch mit Hämatoxylin,

1) Stein III. 4. S. 90.

2) Stein III. 4. S. 89; Bergh l. c. S. 255.

Eosin, Nigrosin, dagegen sehr intensiv mit Methylviolett. Diese Ausscheidung solcher Schleimhülle, die aus stäbchenartigen Elementen zusammengesetzt ist, erinnert ganz an manche Euglenen, wie besonders Phacus pleuronectes (vergl. das Frühere), andrerseits auch an die Trichocysten der Infusorien.

Die als Gymnodinium pulvisculus bezeichnete Form besitzt einen breit ovalen Körper, der durch die Querfurche in zwei ziemlich gleiche Theile zerfällt, von denen der vordere nach dem Ende verschmälert, der hintere breit abgerundet ist. Eine Längsfurche fehlt hier. Die äußere Begrenzung bildet eine zarte, sich durch Chlorzinkjod gelb färbende Zellhaut. [1])

Das Peridinium tabulatum (Ehbg.) Stein [2]) (Taf. II, Fig. 22) ist größer als die bisher beschriebenen Formen und unterscheidet sich durch die besondere Struktur der Zellhaut. Die Gestalt des Körpers ist im Umriss rundlich bis breit eiförmig, an der Bauchfläche abgeplattet. Die breite Querfurche trennt einen größern vorderen, häufig kegelförmigen von dem kleineren hinteren, breit abgerundeten Theil. Auf der Bauchseite des letzteren findet sich eine breite Längsfurche, die die Querfurche durchsetzt und ein wenig in die vordere Körperhälfte hineintritt. Die Scheitelansicht des hinteren Theiles erscheint durch die tiefe, bis zum Rande reichende Längsfurche nierenförmig.

Die Zellhaut verhält sich ihren Reaktionen nach, wie Bergh nachgewiesen, wie eine pflanzliche Zellulosemembran. Sie hat eine sehr zierliche Struktur (Taf. II, Fig. 28), die Stein und Bergh näher beschrieben haben. Sie erscheint wie aus Tafeln zusammengesetzt durch vorspringende Verdickungsleisten; die Tafeln selbst wieder sind zierlich netzförmig verdickt und stoßen entweder dicht aneinander oder sind durch unverdickte Zwischenleisten getrennt, die ebenso wie die die Furchen auskleidenden Hauttheile zart gestreift sind. Stein nennt die Zellhaut einen Panzer, der nach ihm aus krustenartigen Tafeln besteht; ähnlich spricht sich Bergh aus. Es liegt aber kein Grund vor für die Annahme, dass dieser Panzer aus gesonderten Tafeln besteht; er stellt eine auf ihrer Außenfläche verdickte Zellulosehaut vor, wie sie in so endloser Mannigfaltigkeit sich bei andern Pflanzenzellen findet, die weich, dehnbar, elastisch ist und kaum merkbare anorganische Einlagerungen enthält.

Was bisher als Glenodinium cinctum von Stein und Bergh beschrieben worden ist, gehört ohne Zweifel mit der vorigen Art in eine Gattung zusammen. Sie unterscheidet sich dadurch, dass der hintere Körpertheil beträchtlich kleiner ist, als der vordere, ihm häufig fast nur wie eine Art

1) Ob diese Form dem Gymnodinium pulvisculus von Stein entspricht, ist nicht ganz gewiss, er erwähnt nicht des Mangels der Längsfurche und das ist ein wichtiger Charakter, der mehr berechtigen würde zu der Aufstellung einer eigenen Gattung, als es die etwas stärkere Zellhaut bei Hemidinium erlaubt.

2) Stein III. 1. S. 94; Bergh l. c. S. 239. Taf. XV, Fig. 37—38.

Deckel aufsitzt. Stein und Bergh geben an, dass die Zellhaut bei dieser Art strukturlos sei, und betrachten deshalb die Trennung von Peridinium für nothwendig. Bei allen zahlreich von mir untersuchten Exemplaren ist die Zellhaut nie strukturlos gewesen, wenn man genauer die leeren Häute untersuchte. Auch hier findet sich, wenn auch oft nur sehr zart angedeutet, die Zusammensetzung der Tafeln; diese selbst sind hier meist mit kleinen Körnchen noch versehen, die in Längsreihen stehen. Die Längs- und Querfurche wie die Zwischenleisten der Tafeln, die aber häufig fehlen, sind auch längsgestreift.

Die bisher besprochenen Formen [1]) haben im wesentlichen dieselbe Körpergestaltung und einen ähnlichen Bau der Membran. Mehr verändert ist der Typus bei Ceratium cornutum. Der Körper gewinnt hier sehr auffallende Gestalten durch lange hornartige Ausstülpungen der Zellhaut, die aber auch aus Zellulose besteht und auf ihrer Außenfläche zierlich verdickt ist [2]). Das eigentlich Unterscheidende liegt vor allem darin, dass statt der von der Zellhaut bedeckten Längsfurche im hinteren Theil der Bauchfläche ein Längsspalt sich findet, an dem das nur mit einer Hautschicht bedeckte Cytoplasma mit der Außenwelt in Berührung tritt; Ehrenberg hat schon diesen Spalt richtig beobachtet.

Noch viel abweichendere Körperformen treten bei den marinen Gattungen Dinophysis, Amphidinium etc. auf; man vergl. die Beschreibungen und Abbildungen bei Bergh.

Die Bewimperung.

Als Hauptcharakter der Peridineen seit Ehrenberg bis auf die neueste Zeit gilt die Art der Bewimperung. Ehrenberg glaubte in der Querfurche einen Kranz kleiner Cilien zu sehen und beobachtete außerdem bei manchen Arten noch eine lange vorstehende Wimper. Nach Carter [3]) hat Allman zuerst wirklich die Cilien der Querfurche gesehen, dasselbe behaupten für sich Claparède [4]) und Lachmann, die sie auch bei Peridinium tabulatum sehr deutlich zeichnen. Stein [5]) schloss sich enge seinen Vorgängern an und gibt für Gymnodinium an, dass der Wimperkranz dicht unter der Furche eingefügt sei. Am genauesten beschreibt Bergh [6]) die Bewimperung bei zahlreichen, besonders marinen Peridineen; nach ihm sitzen die Cilien

1) Ich würde es für sehr zweckmäßig halten, dass dieselben in die eine Gattung Peridinium gestellt werden, da die Unterschiede, auf denen Hemidinium, Gymnodinium, Glenodinium beruhen, so geringfügig sind und, wie oben nachgewiesen, zum großen Theil nicht existiren. Diese Fassung des Gattungsbegriffs Peridinium haben sowohl Perty wie Claparède und Lachmann schon in ihren Werken angenommen.

2) Vgl. Bergh l. c. Taf. XII—XIV.

3) Carter, in Ann. and Mag. Ser. II. Vol. XX 1852. S. 18.

4) Claparède et Lachmann, Etudes V. S. 393.

5) Stein III. 1. S. 90.

6) Bergh l. c. S. 268.

entweder direkt auf dem Vorderrande des Körpers oder sind wie ein oder zwei kontraktile Säume in der Querfurche gelagert.

Bei den Süßwasser-Peridineen existirt nun dieser so oft gesehene Wimperkranz sicherlich nicht, sondern sie besitzen meistens zwei Cilien, beide, wie es scheint, stets entspringend auf der Bauchfläche, dort wo die Längsfurche die Querfurche schneidet, die eine in der ersteren liegend und weit nach hinten hervorragend, die andere in der Querfurche eingeschlossen und hier hin und her schwingend.

Wenn man Hemidinium nasutum mit 1 %iger Chromsäure fixirt, treten die beiden Cilien scharf hervor, da in vielen Fällen die in der Querfurche herausgeschleudert wird (Taf. II, Fig. 27 a). Ebenso kann man sich bei Gymnodinium fuscum auf das Bestimmteste überzeugen, dass stets nur zwei Cilien vorhanden sind; die fixirte Cilie der Querfurche β (Taf. II, Fig. 26) sieht man meist wellenförmig geschlängelt. Bei Gymnodinium pulvisculus verhält es sich in derselben Weise. Auch bei Peridinium tabulatum finden sich nur die beiden Cilien, an denen man aber die in der Querfurche nur zu sehen bekommt, wenn man Chlorzinkjod anwendet (Taf. II, Fig. 28). Sie ist anders organisirt als bei den früheren Arten, indem sie keinen einfachen zylindrischen Faden[1]), sondern ein schraubig gewundenes Band darstellt, welches gegen das Ende sich fadenartig verschmälert. Beide Cilien treten aus einer engen Spalte der Zellhaut hervor. Bei Glenodinium cinctum sind die beiden Cilien wie bei Peridinium beschaffen. Was Ceratium cornutum betrifft, so konnte die Bewimperung wegen Mangels an Material nicht ganz sicher festgestellt werden; so viel ergab sich, dass auch hier in der Querfurche ein solches Schraubenband wie bei Peridinium sich findet; statt der einen Cilie in der Längsfurche beobachtete ich aber bisweilen zwei, doch weiß ich nicht, ob es die Regel ist.[2])

Ich halte es für höchst wahrscheinlich, dass auch bei den meisten marinen Peridineen die Bewimperung die gleiche sein wird; es geht das schon aus den Beschreibungen von Bergh hervor. Der kontraktile Saum, den er überall erwähnt, ist eben die Cilie; die daran sitzen sollenden kleinen Cilien sind wohl nur durch die wellenförmigen Schwingungen der ersteren für den Beschauer hervorgerufen. Jedenfalls ist eine erneute Untersuchung der Meeresformen nothwendig.

Die Bewegung selbst ist trotz der ganz andern Einrichtung der Bewimperung dieselbe wie bei Euglenen, Volvocineen, Vorwärtsbewegung durch das Licht in ähnlicher Weise beeinflusst, verbunden mit Rotation des

---

1) In der von mir gegebenen Figur 28 auf Taf. II ist die Cilie fadenförmig gezeichnet, wie ich es anfangs zu sehen glaubte. Erst nach Fertigstellung der Tafel erkannte ich bei besserem Material den richtigen Sachverhalt.

2) Claparède und Lachmann geben an, dass sie bei Ceratium cornutum bisweilen 2 Flagellen beobachtet haben (Études I. S. 345).

Körpers. Während der Bewegung ist die in der Längsfurche liegende weit hervorstehende Cilie nach hinten gerichtet.

Die innere Organisation.

Der innere Bau der Peridineen ist bisher noch wenig genau untersucht worden; doch ist er gerade für sie nach vieler Hinsicht charakteristisch. Stein hat ihn wenig berücksichtigt, außer dass er überall den Kern nachgewiesen hat. Bei Ceratium cornutum hat er[1]) eine kontraktile Blase beobachtet. Warming erwähnte Stärkekörner bei den, sei es durch Chlorophyll grün, oder durch Diatomin braun gefärbten Formen. Näher hat sich Bergh mit dem inneren Bau beschäftigt. Nach ihm finden sich bei den gefärbten Peridineen Chlorophyllkörper und außerdem diffus vertheiltes Diatomin. Bei einigen Gymnodineen hat er eine Differenzirung in Endo- und Exoplasma beobachtet, welch letzteres stark gerunzelt erschien. Bei Gymnodinium spirale fand sich eine Myophanschicht. Bei Protoperidinium ist nach Bergh eine Blase vorhanden, die mit der Außenwelt in Verbindung steht. Der Kern ist nach ihm feinkörnig und enthält kein Kernkörperchen.

Diese Angaben habe ich für die Süßwasser-Peridineen zum großen Theil nicht bestätigen können. Dieselben besitzen im allgemeinen den Bau typischer Pflanzenzellen. Das Cytoplasma bildet an der Peripherie eine oft durch ihre Lichtbrechung hervortretende Hautschicht, unterhalb welcher meist eine Lage brauner Farbstoffträger sich findet, die dünn scheibenförmig, im Leben häufig in die Länge gestreckt sind. Sie sind so angeordnet, dass sie radienartig gegen das Innere strahlen, so dass die Peridineen wie gestreift erscheinen (Taf. II, Fig. 22, 26, 27 a); doch ist in vielen Fällen die Anordnung auch gestört. Bei keiner Süßwasserperidinee habe ich bisher Chlorophyllträger gefunden, sondern nur Diatominträger. Behandelt man dieselben mit Alkohol, werden sie zuerst grün wie diejenigen der Diatomeen; diffuses Diatomin, wie Bergh behauptet, existirt nicht.[2])

Der von Stein und Bergh schon beobachtete Kern liegt häufig im vorderen Theil des Körpers, und besitzt eine charakteristische, bisher übersehene Struktur. Er hat bei einzelnen Arten, wie Peridinium cinctum, eine mehr rundliche, bei andern eine längliche, bisweilen nierenförmige Gestalt. Die Hauptmasse des Kerns wird von stark lichtbrechenden, gleichmäßig dicken, lose in einander verschlungenen Fäden gebildet, die eine feine Querrunzelung zeigen; bei der Quellung in Wasser zerfallen die Fäden in bakterienähnliche Stäbchen von sehr verschiedener Länge. Bei Gymnodinium fuscum beobachtete ich an einer Seite der peripherischen Schicht einen Nu-

---

1) Stein III. 1. in der Vorrede S. VIII.

2) Die Figuren von Bergh betreffs Peridinium tabulatum Taf. XIV Fig. 38, ebenso auch Taf. XIV, Fig. 64, 66, 67, in denen grüne Chlorophyllträger und diffuses gelbes Diatomin gemalt sind, muss ich für inkorrekt halten.

cleolus, der besonders stark quillt. Durch die Dicke der Kernfäden zeichnen sich die Kerne der Peridineen sehr von denen zahlloser anderer niederer Organismen aus.

Das Cytoplasma enthält bei fast allen eine konstante, mäßig große Vakuole, die nicht kontraktil ist, sondern dem Zelllumen vieler Algen entspricht. Eine pulsirende Vakuole habe ich bisher ebensowenig wie Bergh beobachten können; jedenfalls existirt sie nicht in der Art wie bei den Flagellaten. Bisweilen ist das Cytoplasma netzig vakuolig. Eine deutliche Strömung des letzteren konnte, abgesehen von kleineren Verschiebungen seiner Theile, nicht beobachtet werden.

Im Cytoplasma finden sich, wie Warming und Bergh schon angeben, Stärkekörner in sehr verschiedener Quantität, ferner bei allen Peridineen ein farbloses, in Alkohol leicht lösliches, durch Osmiumsäure schwarz werdendes Öl. Einen sehr häufigen und charakteristischen Bestandtheil bilden gelb- bis rothgefärbte ölartige Massen, die als Ölflecke bezeichnet werden sollen. Ehrenberg deutete sie als Augenflecke, worauf Claparède und Lachmann aufmerksam machten, dass dieselben bald vorhanden sind, bald fehlen und in sehr verschiedener, stets wechselnder Zahl sich finden. Sie haben keinen bestimmten Platz oder besondere Struktur und sind von den Augenflecken der Euglenen wesentlich unterschieden. Sie treten sehr häufig als gelbe, homogene ölartige Tropfen auf, die in Alkohol unlöslich sind, sich aber dann weiter in rothe umzuwandeln scheinen; wenigstens beobachtet man rothe Ölflecke, die zum Theil noch gelb gefärbt sind; der rothe Theil löst sich in Alkohol, der gelbe nicht. Über die nähere Beschaffenheit und die Rolle im Stoffwechsel ist nichts bekannt.

Die Theilung.

Ehrenberg [1]) beschreibt bei seinem Peridinium pulvisculus Längstheilung; dasselbe erwähnen Claparède [2]) und Lachmann für eine kleine marine Form. Genauer beschäftigte sich erst Stein [3]) mit den Theilungen der Peridineen. Nach ihm geht bei Peridinium tabulatum die Theilung innerhalb der Zellhaut vor sich, und zwar findet Quertheilung statt, von welchen Angaben die erstere richtig, die letztere es nicht ist; genaueres gibt übrigens Stein nicht an. Das Peridinium kommt zur Ruhe, zieht sich von der Zellhaut zurück und rundet sich ab. Jetzt rückt der Kern in die Mitte, streckt sich in die Länge und theilt sich. Sowie die Tochterkerne auseinander rücken, treten schief zur Längsachse zwei dunkle Streifen zwischen den Kernen auf; es sieht aus, als wenn eine Zellplatte, wie sie Strasburger bei der Theilung so vieler Pflanzenzellen beschrieben hat, ge-

1) Ehrenberg Inf. S. 252.

2) Claparède et Lachmann, Études III. S. 73. Taf. XIII Fig. 22.

3) Stein l. c. S. 94.

bildet wäre (Taf. II, Fig. 23). In vielen Fällen erscheinen die Streifen zusammengesetzt aus kleinen Körnchen; bisweilen fließen sie zu einem breiteren Streifen zusammen. Eine einseitig vordringende Einschnürung wurde niemals beobachtet; in der Ebene der Längsstreifen erfolgt die Trennung entweder simultan oder durch ringförmige Einschnürung, was nicht entschieden werden konnte. Jede der Tochterzellen umgibt sich mit einer Zellhaut, die anfangs ganz strukturlos und sehr zart ist. Während der Theilung ist eine schleimige Masse ausgeschieden worden, durch deren Quellung die Zellhaut schließlich gesprengt wird (Taf. II, Fig. 24). Die Zellhaut platzt gewöhnlich an bestimmter Stelle dicht unterhalb der Querfurche am hinteren Theil. Durch stärkere Quellung werden die Tochterzellen weiter hinausgeführt und bilden sich allmählich aus, jetzt erst ihre Furchen entwickelnd.

Ähnlich verhalten sich nach meinen allerdings noch sehr lückenhaften Beobachtungen die andern Süßwasser-Peridineen. Von Peridinium cinctum gibt Stein an, daß die Theilung nie innerhalb der alten Zellhaut vor sich geht, sondern in einer neuen »Cyste«. Es ist aber im Grunde dasselbe wie bei tabulatum, nur dass die Zellhaut gleich am Anfang gesprengt wird und das Peridinium in der ausgeschiedenen Schleimmasse oder neuen Haut sich dann abgerundet theilt (Taf. II, Fig. 29). Mehrfach habe ich aber auch die Theilung noch innerhalb der alten Zellhaut gesehen. Auch bei Peridinium cinctum beobachtete ich die dunklen Streifen, die hier auffallend schief zur Längsachse verliefen.

Gymnodinium fuscum theilt sich innerhalb einer Schleimmasse auch durch Längstheilung (Taf. II, Fig. 25). Bei dieser Art kommen nun nicht selten zwei Individuen unvollständig getrennt vor, was Ehrenberg schon beobachtete und für Längstheilungszustände hielt. Stein hat auf dieselben auch hier eine Befruchtungstheorie gebaut, die mit Ausnahme dieser zweifelhaften Gebilde auf wenig festem Boden beruht. Ohne hier direkt abzuleugnen, dass Kopulation bei den Peridineen vorkommt, muss ich die Behauptungen von Stein jedoch zurückweisen. Er hat nicht die Kopulation von Anfang an verfolgt, noch die Verschmelzung der Nuclei, noch die Entwicklung derselben zu einer Keimkugel an ein und demselben Exemplar gesehen. Er hat auch nicht die Umwandlung seiner Keimkugel in Embryonen beobachtet, sondern beruft sich auf eine alte Angabe von Werneck, der ein Lebendiggebären von Peridinium beschreibt. Die fragliche Keimkugel habe ich bei Gymnodinium und Hemidinium vielfach beobachtet in unzweifelhaft nicht kopulirten Exemplaren; sie stellt einen weißlichen, stark lichtbrechenden Körper dar, der mit Jod sich intensiv gelb färbt, ein wenig in Essigsäure, stärker in Kali quillt. Methylgrün lässt ihn ungefärbt, während sich dadurch stets der unveränderte Kern nachweisen lässt. Was dieser weiße Körper für eine Bedeutung hat, ist mir unbekannt, eine Entwicklung zu Chytridiumzoosporen ist bisher nicht von mir bemerkt worden,

und ich weiß daher nicht, ob er ein fremder oder ein den Peridineen eigenst zugehöriger Körper ist.

Pouchet [1]) hat neuerdings von Ceratium tripos 2, 3, selbst 8 Individuen in zusammenhängenden Ketten beobachtet und deutet diese Erscheinung als Konjugation. Was diese Anordnung für eine Bedeutung hat, geht aus den bis jetzt vorliegenden kurzen Angaben nicht hervor.

Der Dauerzustand und die sog. Cysten der Peridineen.

Die Peridineen gehen bei ungünstigen Lebensbedingungen in einen Dauerzustand über, welchen Claparède [2]) und Lachmann aufgefunden haben. Wenn man Peridinium tabulatum auf dem Objektträger kultivirt und langsam eintrocknen lässt, kann man diese Ruhesporen erhalten. Die Zelle zieht sich von ihrer Zellhaut zurück und umgibt sich mit einer neuen, welche aus einer dünnen kutikularen äußeren und einer dickeren weicheren inneren Schicht besteht und der Struktur auf der Oberfläche entbehrt. Das Cytoplasma erfüllt sich mit Stärke und Öl, der braune Farbstoff tritt mehr und mehr zurück, die Ölflecke entwickeln sich zu sehr großen Tropfen, die häufig in einen einzigen zusammenfließen. So kann Peridinium die Trockenheit ertragen; bei Befeuchtung kehrt es dann in den normalen Zustand zurück.

Ähnlich verhält sich Peridinium cinctum, bei welchem aber die alte Zellhaut von vornherein abgeworfen wird, so dass die Dauerzustände isolirt sich finden.

Außer diesen unzweifelhaften Ruhezuständen finden sich in den Gewässern Peridineenformen, die zuerst von Claparède und Lachmann als gehörnte Cysten beschrieben worden sind. In denselben fanden sie Körper, die den Peridineen sehr ähnlich waren, bald in Ein- oder Mehrzahl. Stein und Bergh haben sie ebenfalls gesehen, ohne näher darauf einzugehen. Auch mir ist es nicht gelungen, den Zusammenhang mit den beweglichen Peridineen zu erkennen, obwohl ein solcher sehr wahrscheinlich ist. Der Bau entspricht vollkommen dem früher besprochenen. Die Zellhaut besteht aus Zellulose, der von ihr umschlossene Körper hat die Organisation einer Peridinee, nur dass in jüngeren Cysten keine Andeutung einer Furche sich findet, in älteren eine Querfurche deutlich ist. Bei dem marinen Peridinium sanguineum hat Carter [3]) die Bildung von rothen ruhenden Zellen beobachtet, in denen er zwei oder vier Theilungssprösslinge angetroffen hat.

Mehrfach sind von mir in großer Menge ruhende Peridineenformen gefunden, die sich durch Theilung fortpflanzen. Die Gestalt ist kuglig oder breit oval, der Bau entspricht dem der beweglichen, nur dass die Diatomin-

1) Pouchet, Comptes rendus 1882. S. 785.

2) Claparède et Lachmann, Études III. S. 70—71.

3) Carter, in Proceedings of the Bombay Geographic Soc. 1855. S. 109.

träger rund scheibenförmig sind und ihre breiten Flächen stets der Peripherie zuwenden. Gewöhnlich findet sich ein mittleres Zelllumen durchsetzt von Strängen des Cytoplasmas (Taf. II, Fig. 30 *ab*). In allen fand ich neben Stärke und Öl auch die rothen Ölflecke. Die Theilung verläuft in etwas anderer Weise wie bei den beweglichen Formen, indem sie der Quere nach erfolgt (Fig. 30 *a*). Dann quillt die alte Zellhaut auf, die Tochterzellen, jede mit einer Membran umgeben, werden frei, um heranzuwachsen und sich zu theilen.

In welcher Beziehung nun diese sich selbständig theilenden, ruhenden Zellen zu den beweglichen stehen, ist in Dunkel gehüllt.

Die Lebenserscheinungen.

Die Süßwasser-Peridineen, die im Vorhergehenden erwähnt sind, ernähren sich wie alle assimilirenden Pflanzenzellen durch Zersetzung der Kohlensäure in den Diatominträgern bei Einfluss des Lichtes. Ebenso verhält es sich mit den marinen Ceratiumarten, Dinophysis, Amphidinium. Bergh beschreibt einige Arten, bei denen kein Diatomin, sondern nur rothes Öl sich findet; wie diese sich ernähren, ist unbekannt, vielleicht ist nur der braune Farbstoff verdeckt gewesen. Auch einige farblose Formen werden von Bergh erwähnt, so Diplopsalis lenticula und Protoperidinium, bei welchen sich eine große Blase findet, die mit der Außenwelt in Verbindung stehen soll. Doch fehlen nähere Angaben. Es ist sehr möglich, dass ebenso wie bei Flagellaten und Volvocineen auch bei den Peridineen hyaline Formen vorkommen; man beobachtet in faulenden Algenkulturen bisweilen Individuen von Peridinium tabulatum, die so gut wie entfärbt und von großen Stärkekörnern dicht erfüllt sind.

Für sehr der Bestätigung bedürftig muss ich die Angabe von Stein halten, der bei Gymnodinium vorticella bisweilen gefressene Organismen den »Nahrungsballen« der Ciliaten ganz ähnlich (?) gefunden haben will. Ohne bestreiten zu wollen, dass bei manchen noch wenig untersuchten Formen solche Ernährungsweise vorkommen könne, ist für die im Vorhergehenden erwähnten Peridineen hervorzuheben, dass sie nie von mir beobachtet ist. Die meisten sind von vollständig geschlossener Zellhaut umgeben, die nur die enge Cilienöffnung enthält. Ebenso kann man mit noch weit mehr Recht von den Diatomeen annehmen, dass sie feste Nahrung aufnehmen.[1] Was das Gymnodinum spirale von Bergh betrifft, das sich auf diese Weise ernährt, so steht noch nicht außer Zweifel, ob dasselbe überhaupt eine Peridinee ist.

In dem biologischen Verhalten entsprechen die Peridineen den an gleichen Standorten vorkommenden Flagellaten. Sie finden sich das ganze

1) Stein stützt sich auch auf eine Angabe von Ehrenberg, nach der Gymnodinium pulvisculus Farbstofftheilchen aufnimmt. Dasselbe hat Ehrenberg für die Diatomeen behauptet, aber wahrscheinlich nur bei todten Zellen gesehen.

Jahr hindurch in großer Menge. Doch sind sie viel empfindlicher gegenüber Veränderungen ihrer Lebensbedingungen, besonders bezüglich ihrer Bewegungsfähigkeit. Die Cilien gehen außerordentlich leicht zu Grunde. Beigefügt mag hier werden, dass ich bei Peridinium tabulatum einige Male nach dem Absterben der Cilie auf dem Objektträger beobachtete, wie durch die Zellhaut Gallertmassen hervortraten, die sich zu einer homogenen Schleimhülle gestalteten, entsprechend derjenigen von Gymnodinium fuscum.

Die systematische Stellung.

Fassen wir noch kurz das Wesentliche der Organisation der Süßwasser-Peridineen zusammen, so ergibt sich für alle genauer untersuchten Formen derselbe Bau; er gilt auch, so weit man aus den vorliegenden Beobachtungen beurtheilen kann, für die meisten marinen. Ausschließen muss man, wie auch Stein schon betonte, das Prorocentrum, welches Claparède und Lachmann zuerst mit den Peridineen vereinigten, aus dem Bergh eine besondere Unterfamilie gemacht hat. Dieser Organismus ist nach einem ganz anderen Typus gebaut, er gleicht den Cryptomonaden, besitzt einen unzweifelhaften Wimperkranz, welcher für Bergh den Hauptgrund abgibt, ihn als Peridinee aufzufassen. Nun, dieser Grund ist hinfällig geworden, andere Ähnlichkeiten existiren nicht, als die allgemeinsten Charaktere niederer Organismen — wenigstens sind sie bisher nicht bekannt. Nicht zu den Peridineen gehörig ist ferner das von Bütschli [1]) beschriebene Infusor Polykrikos, das sich an Ciliaten anschließt und 8 bewimperte Querfurchen besitzt. Bergh zählt es zu den Peridineen auch nur wegen der Art der Bewimperung.

Die Peridineen treten als bestimmt geformte, einkernige Protoplasmakörper auf, die den Bau von Algenzellen haben. Eine Zellhaut, die meistens die Cellulosereaktionen zeigt, umschließt das mit einer Hautschicht umkleidete Cytoplasma, in dem scheibenförmige Farbstoffträger, Diatomin enthaltend, in peripherischer Schicht gelagert sind, in der sich Stärke und Öl als Stoffwechselprodukte, ferner gelbe oder rothe Ölflecke unbekannter Natur finden. Entweder ist ein deutliches großes Zelllumen vorhanden, oder eine kleinere konstante Vakuole. Die Peridineen treten in zwei Formen auf, als frei bewegliche und ruhende. Die ersteren sind charakterisirt durch eine mittlere Querfurche, die einen vorderen und einen hinteren Theil trennt und meistens durch eine Längsfurche im letzteren. Sie haben gewöhnlich nur 2 Cilien: die eine in der Längsfurche liegend, und weit nach außen hervorragend, die andere meist geschlängelte nur innerhalb der Querfurche

1) Bütschli, Einiges über Infusorien; Archiv für mikrosk. Anat. Bd. IX. 1873. S. 675; Bergh l. c. S. 216.

schwingend. Die Theilung geht, so weit bekannt, schief zur Längsachse vor sich. Die ruhenden Formen haben eine glatte ungefurchte Zellhaut und theilen sich der Quere nach.

In welchen Beziehungen stehen nun die so organisirten Peridineen den Flagellaten gegenüber, als deren Hauptvertreter man die Euglenaceen und Peranemeen hinstellen kann? Sowohl Claparède und Lachmann, wie Bergh und Stein betonen den Zusammenhang mit denselben und betrachten die »Cilioflagellaten« als Übergang zu den Ciliaten. Es ist mir nicht möglich, irgend ein verknüpfendes Band einerseits zwischen Peridineen und Flagellaten, andererseits zwischen ersteren und Ciliaten zu entdecken; allen ist nur das gemeinsam, dass sie sich frei bewegen. Die Flagellaten sind nach ganz anderem Typus organisirt, man erinnere sich des hoch differenzirten Vorderendes; die Bewimperung ist eine ganz andere, die Theilungsart ebenso. Noch weniger Ähnlichkeit existirt zwischen Peridineen und Ciliaten, worauf ich nicht ausführlich einzugehen brauche. Dagegen verhalten sich die Peridineen ihrem Bau, ihrer Lebensweise, Entwickelung nach wie andere Algenzellen, es ist mir kein Grund bekannt, warum sie nicht zu denselben gehören sollen, und ich stimme darin mit den früher ausgesprochenen Meinungen von Leuckart und Warming überein. Letzterer stellt in seiner kurzen Notiz die Peridineen zwischen Diatomeen und Desmidiaceen, augenscheinlich wegen des mit den ersteren gemeinsamen Farbstoffs und vielleicht wegen der sehr entfernten Ähnlichkeit der Querfurche der Peridineen mit den Einschnürungen mancher Desmidiaceen. Im Übrigen stehen diese Familien sehr isolirt von einander. Nach den augenblicklichen Kenntnissen wird man die Peridineen als eine scharf gesonderte Familie in die große und mannigfaltige Gruppe der Thallophyten für sich hinstellen. An welche Formen sie sich näher anschließen, muss erst die weitere Forschung lehren; es bringt nicht viel Gewinn, auf die noch so lückenhaften Kenntnisse hin die verschiedenen Möglichkeiten abzuhandeln.

Schlusswort.

Es ist im Vorhergehenden versucht worden, auf Grund der gegebenen Organisation und Entwicklungsgeschichte die systematische Stellung einiger der von Stein als Flagellaten zusammengefassten niederen Organismen klarzulegen. Danach sind, wie zum großen Theil schon lange nachgewiesen, die Volvocineen, die Chlamydomonaden, ferner auch ein Theil der Hydromorina Stein zu den Chlorophyceen zu rechnen. Ebenso muss aber die Familie der Peridineen jedenfalls von den Flagellaten getrennt werden, und sie findet am besten ihre Stellung unter den Thallophyten. Dagegen

treten uns in den Euglenaceen und Peranemeen, die aus den Gruppen Euglenida, Astasiea, Chloropeltida, Scytomonadina Stein gebildet worden sind, Formen entgegen, die nicht mit typischen Algen noch sonst mit Thallophyten zusammenhängen, sondern die sich mit den Ciliaten unter den Infusorien vielfach berühren und zu den letzteren zu stellen sind. Andererseits bilden Euglenaceen und Peranemeen eine von den Ciliaten scharf geschiedene Gruppe, der sehr wohl der alte Name Flagellata bleiben kann. Zu diesen gehören sehr wahrscheinlich noch vor allem die monadenartigen Wesen. Die allgemeinsten Charaktere der ganzen Gruppe würden nach meiner Meinung darin bestehen, dass die dazu gehörigen Organismen einen scharf begrenzten einkernigen Protoplasmakörper besitzen, der die längste Zeit des Lebens in freier Bewegung ist, oder derselben mehr oder minder stets fähig bleibt, dass alle ein besonders gebautes Vorderende haben, an dem das Bewegungsorgan, bestehend aus einer oder mehreren Cilien, sitzt, in dem eine pulsirende Vakuole sich befindet. Alle Flagellaten vermehren sich durch Längstheilung, die durch eine am vorderen Ende beginnende einseitige Einschnürung beendet wird. Gegenüber ungünstigen Umständen sind sie fähig, in einen Dauerzustand überzugehen.

Innerhalb der durch diese Charakteristik gezogenen Grenzen bewegt sich eine Fülle der mannigfaltigsten Organismen, variirend in Körperform, innerem Bau, in der Art der Bewegung; alle überhaupt bekannten Lebensweisen finden wir hier, Parasitismus, Saprophytismus, Ernährung durch Assimilation der Kohlensäure, Aufnahme fester Nahrung, und darnach wechseln die verschiedensten Einrichtungen. Sehr mannigfach gestalten sich auch je nach den Gattungen und Arten Vereinigungen der Individuen gleicher Art von sehr lockeren Verbänden in gemeinsamer Gallerte bis zu den höher ausgebildeten, stets bestimmt geformten Konsortien einer Rhipidodendron, einer Dendromonas etc. Man sieht gleichsam alle Charaktere, die höher entwickelt, aber getrennt bei andern Formen der Protozoen und Thallophyten sich finden, hier noch durcheinander gemischt. Es ist daher sehr verständlich, wie von diesen Flagellaten nach den verschiedensten Richtungen hin Verbindungsfäden ausstrahlen zu andern Organismengruppen, und solcher Anknüpfungspunkte werden sich um so mehr ergeben, je genauer man sich mit diesen im Ganzen bisher vernachlässigten Formen beschäftigen wird. So werden sich gewiss engere Verbindungen mit manchen Algenformen herausstellen, wenn auch die bisher angenommenen zwischen Euglenaceen und Protococcoiden mehr scheinbar als wirklich waren. Die Cryptomonaden sind z. B. näher den Algen verwandt, obwohl ihre Zugehörigkeit zu den Flagellaten mir keinem Zweifel unterliegt. Bei den Monaden sehen wir Übergänge zu den Vampyrellen, die Cienkowski

früher mit den ersteren vereinigte, andrerseits, wie mehrfach schon hervorgehoben, zu den rhizopodenartigen Organismen; es finden sich Berührungspunkte mit den Noktiluken, die manche Forscher wie CIENKOWSKI und STEIN direkt zu den Flagellaten stellen wollen, worin ich nicht zustimme. Durch diese vielfältige Verknüpfung mit den verschiedensten niederen Organismen, seien es Thiere oder Pflanzen, gewinnt diese Mittelgruppe der Flagellaten eine weittragende Bedeutung und großes Interesse. Möge die weitere Forschung sich ihrer annehmen und die bisherigen noch schwachen Anfänge zu kräftigerer Entwickelung führen!

Figurenerklärung.

Die Figuren sind, wo es nicht anders angegeben, 400mal vergrößert; im andern Falle bezeichnet die eingeklammerte Zahl die Vergrößerung. In allen Figuren bedeutet c = Hauptvakuole, n = Kern, p = Paramylon. Die Cilien sind im Allgemeinen kürzer gezeichnet als den natürlichen Verhältnissen entspricht.

Von Tafel II.

Fig. 1. Vorderende von Euglena Ehrenbergii (600); f = Membrantrichter, o = Augenfleck, c = Hauptvakuole mit Nebenvakuole, letztere mit dem Kranz der Vakuolen 3. Grades.

Fig. 2. Dasselbe in 1,5%iger Chlornatriumlösung (600); c = kolossal dilatirte Hauptvakuole, g = Chlorophyllträger.

Fig. 3. Dasselbe nur den Membrantrichter zeigend (600).

Fig. 4. Vorderende von Euglena deses (700); Bezeichnung wie bei Fig. 1.

Fig. 5. Vorderende von Euglena Ehrenbergii (600) nach Ammoniakbehandlung, der plasmatische Theil des Membrantrichters ist durch Quellung schwächer sichtbar geworden als der Membrantheil.

Fig. 6. Vorderende von Euglena acus (600).

Fig. 7. Chlorophyllträger (800), 7*a*—*b* von Euglena deses durch Druck aufgequollen, in der Mitte mit dem Pyrenoid; 7*c*—*f* von Euglena velata, *c* aufgequollen in Wasser, nur die eine Paramylonschale sichtbar; 7*d* Chlorophyllträger von oben, 7*f* im Durchschnitt gesehen; 7*e* eine einzelne Paramylonschale.

Fig. 8. Paramylon (800); große Körner von Euglena Ehrenbergii, 8*a*, *c*, *d* Vorderansicht, 8*b* Seitenansicht, 8*d* ein scheibenförmiges, durch Druck eingerissen.

Fig. 9. Ein Körperstück von Euglena velata, den Zusammenhang der Schleimfäden *s* und der peripherischen Anschwellungen des Cytoplasmas zeigend (schematisirt); *a* Paramylonkerne.

Fig. 10. Hyaline Varietät von Euglena acus α.

Fig. 11. Hyaline Varietät von Euglena acus β.

Fig. 12. Euglena curvata.

Fig. 13. Menoidium pellucidum (600).

Fig. 14. Euglena hyalina.

Fig. 15. Euglena hyalina in Theilung.

Fig. 16. Astasia margaritifera.

Fig. 17. Phacus pleuronectes γ hyalina.

Fig. 18. Astasia inflata.

Fig. 19. *a*, *b* Theilung von Trachelomonas hispida.

Fig. 20. *a*, *b* Trachelomonas reticulata, *a* in der Panzerhülle, *b* herausgenommen (die Cilie um $^1/_3$ verkürzt.)

Fig. 21. Eine Peranemeenform; r = Mundapparat.
Fig. 22. Peridinium tabulatum in Ruhe, Rückenansicht. Die Kugeln im Innern stellen Ölflecke dar.
Fig. 23. Dasselbe in Theilung begriffen.
Fig. 24. Austritt der Tochterzellen von Peridinium tabulatum.
Fig. 25. Theilung von Gymnodinium fuscum.
Fig. 26. Peridinium fuscum, Bauchansicht nach Pikrinsäurebehandlung, α die in der Längsfurche, β die in der Querfurche liegende Cilie, beide konnten in den Furchen nicht gesehen werden.
Fig. 27. a, b Hemidinium nasutum, a Rücken-, b Bauchansicht, α, β die beiden Cilien.
Fig. 28. Peridinium tabulatum, nur die Zellhaut mit den beiden Cilien in der Bauchansicht, verkehrt gestellt, so dass das Vorderende nach unten zeigt.
Fig. 29. Glenodinium cinctum in Theilung
Fig. 30. Eine ruhende Peridineenform, a in Theilung, b einzelne Zelle.
Fig. 31. a—d Theilung von Euglena deses (200) am 10/11. 82. a 2 U. 50 M. Nachts; b 3 U. 20 M.; c 3 U. 30 M.; d 4 U. 15 M. Nachts.
Fig. 32. a—b Anisonema Entosiphon (600); r = Mundapparat.
Fig. 33. Anisonema Acinus (600); r = Mundapparat, h = Basis der Schleifcilie.

Von Tafel III.

Fig. 1. Euglena deses β intermedia.
Fig. 2. Euglena viridis α.
Fig. 3. Euglena velata (200)
Fig. 4. Euglena variabilis } nach beendeter Längstheilung.
Fig. 5. Phacus parvula.
Fig. 6. Phacus oscillans.
Fig. 7. Euglena viridis β. 5 Tage im Dunkeln; r = Degenerationsprodukte des Chlorophylls.
Fig. 8. Euglena variabilis.
Fig. 9. Dauerzustand von Euglena viridis β, auf dem Objektträger erzogen.
Fig. 10. Dauerzustand derselben Art, auf Torf erzogen (200).
Fig. 11. Euglena gracilis.
Fig. 12. Euglena pisciformis.
Fig. 13. a—b Euglena spirogyra in Theilung (200). a Theilung von Kern, Augenfleck und Hauptvakuole, fertig 5 Uhr Morgens 21/11. 82. b Einschnürung bis zur Mitte 5 U. 30 M. (die Theilung war beendigt 5 U. 50 M.).
Fig. 14. Chlorogonium euchlorum; die zahlreichen in dem peripherischen Cytoplasma vertheilten sehr kleinen pulsirenden Vakuolen sind nicht gezeichnet.
Fig. 15. Eutreptia viridis.
Fig. 16. Chlorogonium euchlorum β hyalina.
Fig. 17. a—f Kopulation der Mikrozoosporen von Chlorogonium euchlorum; a einzelne Mikrozoospore; 17 b um 11 U. 20 M. am 26/10. 81; 17 c 11 U. 28 M.; d 11 U. 30 M.; e 11 U. 45 M.; 17 f mit Zellhaut umgeben 27/10 81.
Fig. 18. a, b Theilungsstadien von Chlorogonium.
Fig. 19. Euglena viridis β mit Chytridien.
Fig. 20. Euglena sanguinea (200).
Fig. 21. Euglena acus.

Berichtigung.

Auf S. 271 al. 6 von unten ist statt positiv n e g a t i v zu lesen.

Inhaltsübersicht.

Seite

A. Einleitung 233
B. Die Monographie der Euglenaceen . . . . . 236—338
I. Die Geschichte der Familie 236
II. Die Organisation der chlorophyllhaltigen Euglenaceen . . 238—290
1) Allgemeines 238
2) Die Membran 239
3) Das System der pulsirenden Vakuolen 246
4) Das Cytoplasma 252
5) Der Kern 253
6) Die Cilie 255
7) Die Bewegungserscheinungen 256
8) Der Augenfleck 260
9) Die Chlorophyllträger 264
10) Das Paramylon 269
11) Sonstige Inhaltsbestandtheile 273
12) Die Hüllenbildungen 274
13) Die Theilung 279
14) Der Dauerzustand 282
15) Die Frage nach der Sexualität 284
16) Allgemeine Biologie 287
III. Die chlorophyllfreien Euglenaceen 290
IV. Die systematische Anordnung der Euglenaceen . . . . . 295—323
Gattung 1 Euglena 297
- 2 Phacus 310
- 3 Eutreptia 315
- 4 Ascoglena 316
- 5 Trachelomonas 317
- 6 Colacium 321
- 7 Astasia 322
- 8 Rhabdomonas 323
- 9 Menoidium 323
V. Die Beziehungen der Euglenaceen zu den Peranemeen und den Infusorien 323
VI. Die Beziehungen der Euglenaceen zu den Algen 331
C. Über einige Flagellaten, die zu den niederen chlorophyllhaltigen Algen gehören, und das System der letzteren 338
D. Die Peridineen des süßen Wassers 346
E. Schlusswort 358

IX.

Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize.

Von

W. Pfeffer.

I. Einleitung.

Die Lebensthätigkeit der Pflanze ist durchaus an die Wechselwirkung mit der Außenwelt gekettet, durch welche Nährmaterialien geliefert und überhaupt die allgemeinen Bedingungen gewährt werden, die es dem Organismus ermöglichen, in der ihm spezifischen Weise seine Entwicklung und Thätigkeit zu vollziehen. Während ihres Lebenslaufes ist aber die Pflanze durch den Wechsel äußerer Verhältnisse vielfachen und zum Theil bedeutungsvollen Reizwirkungen ausgesetzt, auf die, nach Maßgabe der spezifischen Empfindlichkeit und Actionsfähigkeit, mit Bewegungen und anderweitigen Vorgängen in mehr oder weniger auffälliger Weise geantwortet wird.

Halten wir Umschau unter den bekannt gewordenen äußeren Reizen, so begegnen uns als auslösende Agentien sowohl Imponderabilien als materielle Wirkungen [1]). Unter den Imponderabilien ist nur für den Magnetismus bis dahin eine Reizwirkung nicht entdeckt worden, während bekanntlich durch Licht und Wärme [2]) zahlreiche auslösende Wirkungen erzielt werden, unter denen besonders Wachsthums- und Bewegungsvorgänge vielfach Gegenstand der Untersuchung waren. Lange bekannt ist auch

1) Näheres in meiner Pflanzenphysiologie Bd. 2. p. 116, 176, 285 u. a.

2) Auffällige Bewegungen erzielt z. B. Temperaturwechsel in manchen Blüthen. Ein dem Heliotropismus entsprechender Thermotropismus wurde neuerdings von Wortmann (Bot. Zeitung 1883, p. 457) nachgewiesen.

die Empfindlichkeit von Mimosa pudica für elektrische Entladungen, und neuerdings wurden elektrische Ströme als Ursache einer Krümmungsbewegung nachgewiesen, die mit J. Müller als Galvanotropismus bezeichnet sein mag [1]).

Im Geotropismus begegnen wir einer Reizkrümmung, hinsichtlich deren wir hier unentschieden lassen wollen, ob und in wie weit die auslösende Action durch die Massenanziehung unseres Planeten mit anderen Reizen vergleichbar ist, in denen nur bei direkter Berührung mit der als Reiz wirksamen Materie die Auslösung zu Stande kommt. Dahin gehören die bekannten Reizbewegungen der Mimosa pudica, der Staubfäden der Cynareen, der Ranken u. a., in welchen jeder beliebige feste Körper, sei es durch Stoß oder durch längere Berührung die auslösende Ursache werden kann, ferner zählen hierher der durch die psychrometrische Differenz der umgebenden Luft bedingte Hydrotropismus und die von der chemischen Qualität des Agens abhängigen auslösenden Wirkungen, welche wir als chemische Reize zusammenfassen können. Die fleischverdauenden Pflanzen bieten bekannte Beispiele solcher chemischen Reize, in denen zum Theil eine staunenswerth geringe Stoffmenge zur Auslösung genügt; doch auch durch Zufuhr oder Mangel von Nährstoffen, durch Chloroform und andere Körper kommen vielfach Wirkungen zu Stande, welche zur Kategorie der Reizwirkungen gehören.

Bekanntlich entscheidet durchaus die spezifische Eigenschaft der Pflanze, resp. eines Organes dieser, ob ein Agens als Reiz wirkt und in welcher Weise sich die ausgelöste Action abspielt. Während z. B. manche Reize Beschleunigung oder Verlangsamung des Wachsens oder anderer Thätigkeiten erzielen, rufen andere Reize Krümmungsbewegungen hervor, welche entweder, wie bei Mimosa pudica, Dionaea u. a., stets in einer von der Organisation abhängigen fest bestimmten Ebene sich vollziehen oder deren Richtung, wie im Heliotropismus und Geotropismus, von der Angriffsrichtung des Reizes abhängt.

Solche Bewegungen, deren räumliche Orientirung von der Angriffsrichtung des Reizes abhängt, führen sowohl die freier Ortsbewegung entbehrenden, als die zu locomotorischer Bewegung befähigten Pflanzen aus. So werden bekanntlich viele Schwärmzellen von Algen durch einseitige Beleuchtung veranlasst, eine der Lichtquelle zugewandte oder von dieser abgewandte Bewegungsrichtung einzuschlagen, und die kriechenden Plasmodien der Myxomyceten bewegen sich vom Lichte hinweg [2]). Übrigens werden auch von fester Membran umkleidete Protoplasmakörper innerhalb des ihnen in der Zelle zu Gebote stehenden Raumes durch Licht zu Bewe-

---

1) Elfving, Bot. Zeitung 1882. p. 257; Joh. Müller (Hettlingen), Pflüger's Archiv 1883. Bd. 31. p. 200.

2) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie 1881. Bd. 2. p. 367, 386.

gungen gereizt, wie die mit der Beleuchtung veränderliche Stellung der Chlorophyllkörner lehrt.

Die zu freier Ortsbewegung befähigten Organismen sind natürlich, so gut wie andere Pflanzen, gegen Reize mannigfacher Art empfindlich, von denen wir hier jedoch nur solche berücksichtigen wollen, welche räumlich orientirend wirken, also eine durch die Angriffsrichtung des Reizes bestimmte Bewegungsrichtung hervorrufen. In dieser Hinsicht ist, abgesehen von der erwähnten Lichtwirkung, noch die von Engelmann[1]) constatirte Thatsache bekannt, dass Bacterien und auch Infusorien in sauerstoffarmem Wasser sich nach Luftblasen u. s. w. hinbewegen, also, wie später noch zu besprechen sein wird, die abnehmende oder zunehmende Partiärpressung des Sauerstoffs einen räumlichen orientirenden Reiz ausübt[2]).

Lassen nun auch verschiedene Beobachtungen an Samenfäden, an Spaltpilzen und an Schwärmzellen einiger parasitischer Pilze orientirende Reizwirkungen vermuthen, so ist doch Näheres über diese nicht bekannt, da nur die Thatsache irgend einer anziehenden Wirkung mehr oder weniger sicher constatirt wurde. Eine solche Anziehung zwischen Eizelle und Samenfäden der Fucaceen betonte zuerst Thuret[3]), und weiterhin hat dann besonders Strasburger[4]) festgestellt, dass bei Farnen und bei Marchantia die Samenfäden von der aus dem Halse des Archegoniums sich entleerenden Masse angezogen werden, eine Anziehung, die Hanstein's[5]) Beobachtungen auch für Marsilia wahrscheinlich machen. Für Bacterien ist gelegentlich die Vermuthung ausgesprochen, sie dürften sich um Nährbissen sammeln, und auf die Schwärmzellen gewisser in Saprolegniaceen parasitisch lebender Pilze üben nach Fischer[6]) offenbar bestimmte Arten von Saprolegnia eine spezifische anziehende Wirkung aus.

Das bis dahin aus der Literatur Bekannte wird fernerhin noch näher berücksichtigt werden, so weit es die nachfolgend mitgetheilten Untersuchungen berührt, durch welche für gewisse Organismen spezifische chemische Reizwirkungen nachgewiesen werden. Zur vorläufigen Orientirung sei hier kurz auf einige der gefundenen Thatsachen hingewiesen.

Auf die Samenfäden sämmtlicher untersuchter Farnkräuter wirken Äpfelsäure und ebenso äpfelsaure Salze schon in sehr großer Verdünnung in der Art als Reiz, dass die Samenfäden, so lange eine gewisse Concentration des Reizmittels nicht überschritten wird, von der verdünnten zur

---

1) Botan. Zeitung 1881. p. 440; Pflüger's Archiv f. Physiologie 1881. Bd. 26. p. 541 und 1882. Bd. 29. p. 386.

2) Vielleicht bewegen sich Plasmodien von Aethalium nach dem feuchteren Substrate hin. Vgl. Pfeffer, Physiologie Bd. 2. p. 388.

3) Annal. d. scienc. naturell. 1854. IV. Sér. Bd. 2. p. 17.

4) Jahrb. f. wiss. Botanik 1869—70. Bd. 7. p. 402.

5) Jahrb. f. wiss. Botanik 1865—66. Bd. 4. p. 249.

6) Jahrb. f. wiss. Botanik 1882. Bd. 13. p. 303.

concentrirten Lösung sich hinbewegen und dem entsprechend nach einem Punkte hinsteuern, von welchem aus Äpfelsäure in das umgebende Wasser diffundirt. Unter den zahlreichen untersuchten Stoffen wurde nur noch in der Maleinsäure ein Körper gefunden, der, wie die Äpfelsäure, ein spezifisches Reizmittel der Samenfäden der Farne ist.

Von Gefäßkryptogamen wurden noch die Samenfäden von Selaginella und Marsilia geprüft. Während die Spermatozoen von Selaginella in gleicher Weise gegen Äpfelsäure reagiren, wie die der Farne, verhielten sich gegen dieses Agens die Samenfäden von Marsilia indifferent. Aus den Archegonien dieser letztgenannten Pflanze wird zwar offenbar ein Stoff entleert, der anziehend auf die Samenfäden von Marsilia wirkt, doch konnte ich den hier als Reizmittel dienenden Körper nicht ermitteln.

Analog wie die Samenfäden der Farne auf Äpfelsäure reagiren die Samenfäden der Laubmoose ausschließlich auf Rohrzucker. Die Samenfäden der Lebermoose hinwiederum sind indifferent gegen die genannten und andere untersuchte Stoffe, während es auch für sie ein spezifisches, noch unbekanntes Reizmittel giebt, durch welches die aus den Archegonien entleerte Masse anziehend auf Samenfäden wirkt.

Für die Samenfäden von Chara konnte ich ebenfalls keinen anziehenden chemischen Stoff finden, obgleich ein solcher aus den Archegonien entleert wird. Ferner vermochte ich für die copulirenden Gameten von Ulothrix zonata und Chlamydomonas pulvisculus ein attraktives Reizmittel nicht zu entdecken. Die Samenfäden des Ochsen verhielten sich wenigstens gegen die im Fleischextrakt vereinigten Stoffe indifferent.

Diese Thatsachen machen uns also mit spezifischen Reizmitteln bekannt, deren Bedeutung für die Pflanze in der Vereinigung der Sexualzellen beruht. Chemische Reizmittel zu solchem Zwecke werden weitere Untersuchungen gewiss noch vielfach, so z. B. voraussichtlich für Fucus, Sphaeroplea und manche andere Algen entdecken, doch dürften nach den oben angedeuteten Resultaten nicht in allen Fällen die Sexualzellen anziehende chemische Reizwirkungen auf einander ausüben.

Für Bacterien ist nicht ein einzelner Stoff, sondern sind die verschiedensten guten Nährmittel Reize in der Weise, dass diese Organismen bei ungleicher Vertheilung der gelösten Nährstoffe dahin steuern, wo ihnen Nährmaterial am reichlichsten geboten wird. Bei diesen Organismen ist also im allgemeinen die Empfindung des Nährstoffmangels ein für die Bewegungsrichtung entscheidender Reiz, in analoger Weise, wie es die schon vorhin angedeutete Partiärpressung des Sauerstoffs ist.

Auf die Schwärmsporen von Saprolegnia übt diffundirendes Fleischextrakt einen Reiz, der es auch mit sich bringt, dass diese Schwärmsporen von Fliegenbeinen und überhaupt todten animalischen Körpern angezogen werden. Nach Fleischextrakt hin steuert auch Trepomonas agilis, ein Or-

ganismus der Flagellaten, während auf Euglena viridis weder Fleischextrakt, noch Decocte von Pflanzen anziehend wirken.

Nach dieser vorläufigen Orientirung sollen nun zunächst die Reizwirkungen auf Samenfäden der Farnkräuter näher betrachtet werden.

II. Farnkräuter.

1. Allgemeines über die Samenfäden und die Untersuchungsmethode.

Die Thatsache, dass der aus dem geöffneten Archegonium der Farne sich entleerende Schleim anziehend auf die Samenfäden dieser Pflanzen wirkt, veranlasste die folgenden Untersuchungen, welche mich die Äpfelsäure als ein die Bewegungsrichtung dieser Samenfäden bestimmendes Reizmittel kennen lehrten. Mit dieser durch Äpfelsäure erzielten Reizbewegung wollen wir uns hier zunächst beschäftigen, um weiterhin auf die Ursache des Eindringens der Samenfäden in die Archegonien zurückzukommen.

Von der Reizwirkung der Äpfelsäure kann man sich sehr leicht überzeugen, indem man eine Lösung dieses Stoffes oder eines Salzes der Säure in eine einseitig zugeschmolzene Glascapillare füllt und diese mit ihrer Mündung in Wasser bringt, in welchem sich Samenfäden bewegen. Enthielt die in die Capillare gefüllte Flüssigkeit auch nur 0.01 Proz. Äpfelsäure, so bewegen sich doch sehr bald nach dem Hinzuschieben die Samenfäden nach der Mündung der Capillare hin, von welcher aus die Säure in das Wasser diffundirt. Zugleich dringen zahlreiche Samenfäden in die als Anziehungscentrum wirkende Capillare ein und im Laufe von 5 bis 10 Minuten können sich in der Capillare viele hundert Samenfäden anhäufen, wenn diese nur in genügender Zahl in dem umgebenden Wasser vorhanden sind. Die Äpfelsäure wirkt als freie Säure und als Salz in der gleichen Weise, und dass sie ein spezifisches Reizmittel ist, ergiebt sich daraus, dass in der gleichen Zeit vielleicht kein einziger Samenfaden in eine Capillare dringt, in welche Wasser oder die Lösung anderer Stoffe gefüllt war.

In solchem Hinzuschieben von Glascapillaren mit bekanntem Inhalt zu den in Wasser schwimmenden Samenfäden bestand die Methode, deren ich mich zu meinen Untersuchungen bediente. Die Capillaren waren an einem Ende zugeschmolzen und besaßen zumeist bei einem lichten Durchmesser von 0.1 bis 0.14 mm eine Länge von 7—12 mm. Wo nichts anderes bemerkt, habe ich Capillaren von solchen Dimensionen im Auge, doch erhält man auch mit engeren oder weiteren Capillaren im Wesentlichen gleiche Resultate. Behufs der Füllung brachte ich die Capillaren in ein Uhrschälchen, welches die zu prüfende Flüssigkeit enthielt. Durch Einstellen des Schälchens unter die Glocke einer Luftpumpe und mäßige Verminderung

des Luftdruckes wurde dann erreicht, dass die Capillare von der Mündung ab auf eine Strecke von 2—4 mm mit Flüssigkeit injicirt war, während der oben zugeschmolzene Theil mit Luft erfüllt blieb. Von letzterem aus wurde die Flüssigkeit in der Capillare mit Sauerstoff versorgt und während der geringen und vorübergehenden Evacuation verlor die stets im luftgesättigten Zustand angewandte Flüssigkeit keine nennenswerthen Mengen der absorbirten Gase. Nach dem Abwaschen mit Wasser wurde dann die so zubereitete Capillare zu den Samenfäden geschoben.

Die Samenfäden von Farnen erhält man bekanntlich leicht, wenn man Antheridien führende Prothallien in Wasser bringt, und besonders dann entschlüpfen hierbei nach einiger Zeit Samenfäden in reichem Maße, wenn man die Prothallien zuvor einige Tage lang nur mäßig feucht hielt[1]). Ich benutzte namentlich kleine, zumeist 1 mm lange Prothallien, welche äußerst reichlich mit Antheridien bedeckt waren, während die der Regel nach erst später auftretenden Archegonien noch fehlten. Solche antheridienreiche Prothallien bilden verschiedene Farne, jedoch nicht alle gleich leicht, unter nicht näher ermittelten Culturbedingungen, unter denen aber geringere Beleuchtung und mäßiges Feuchthalten der Cultur eine hervorragende Rolle spielen dürften[2]). Dem entsprechend findet man solche Prothallien in den Gewächshäusern häufig auf Torfstückchen, welche auf Töpfen, im Schatten von Pflanzen lagen. Aus dieser Quelle stammte auch mein Versuchsmaterial, das, wie die bei weiterer Cultur daraus erzogenen Pflänzchen lehrten, aus Prothallien von Blechnum fraxineum und Adiantum cuneatum bestand. Auf diese Farne beziehen sich zunächst die folgenden Untersuchungen, doch verhalten sich die Samenfäden anderer untersuchter Farnkräuter in wesentlich gleicher Weise.

Die abgespülten Prothallien kamen unter ein kleines Deckglas, das auf Streifen mäßig dicken Papiers ruhte, und wurden sogleich durch wiederholtes Durchsaugen von Regenwasser[3]) abgewaschen. Es geschieht dieses, um die aus den verletzten Zellen tretenden Stoffe zu entfernen, mit ihnen die sich darunter befindende Äpfelsäure, deren Vorhandensein aus später anzuführenden Gründen störend, wenigstens in den Versuchen eingreifen würde, welche die Feststellung der Grenze der Empfindlichkeit der Samenfäden bezwecken. Der diffundirenden Äpfelsäure halber üben Prothallien, ebenso verletzte Theile anderer Pflanzen, eine anziehende Wirkung

---

1) Vgl. auch Hofmeister, Beiträge zur Kenntniss d. Gefäßkryptogamen. Bd. 2. 1857. p. 605, Anmerkung.

2) Nach Borodin (Wirkung d. Lichtes auf einige höhere Kryptogamen, Mélang. biologiques 1868. Bd. 6. p. 538) bildet Allosurus crispus Antheridien an sehr rudimentären Prothallien, wenn die Sporen, nachdem eben die Keimung begann, ins Dunkle gebracht werden.

3) Destillirtes Wasser wirkt nachtheilig auf die Samenfäden.

auf Samenfäden aus und das Unterbleiben einer solchen ist zugleich ein Beweis für gutes Abwaschen der Prothallien.

Kleine Prothallien sind deshalb vortheilhafter, weil sie leichter gut auszuwaschen sind und weniger Raum unter dem Deckglas versperren. Letzteres wählt man besser von geringer Größe, damit einmal die Samenfäden sich nicht auf zu großer Fläche vertheilen und damit ferner Sauerstoffmangel in dem unter dem Deckglas befindlichen Wasser nicht so leicht eintritt. Übrigens vermochten 3 bis 5 Stück solcher kleinen Prothallien im Laufe von einer halben Stunde öfters wohl 1000 Samenfäden zu liefern. Diese erschienen bei Verwendung etwas trocken gehaltener Prothallien meist bald, sicher nach 5 bis 10 Minuten und wurden allmählich durch weiterhin sich öffnende Antheridien vermehrt.

Hinsichtlich Entleerung und Gestalt der Samenfäden habe ich nichts Neues zu dem Bekannten hinzuzufügen[1]). In den aus den Antheridien entleerten Mutterzellen bleibt der Samenfaden noch kurze Zeit eingeschlossen, bis er sich plötzlich, nach Quellung der Membran der Mutterzelle, aus diesem Gefängniss befreit, seinen in der Mutterzelle zwangsweise zusammengedrängten Körper zu der dann bleibenden Form streckt und eilend davon schwimmt.

Der Samenfaden der Farne hat bekanntlich eine conische, korkzieherartige Gestalt mit 2 bis 4 Windungen und verdickt sich nach dem hinteren Ende. Diesem hinteren Ende, zum Theil von der letzten Windung förmlich umfasst, hängt ein Bläschen an, das neben anderem Inhalt Stärkekörnchen führt. Die vorderen Windungen sind mit Wimpern besetzt, durch deren Thätigkeit die Bewegung vermittelt wird. In dieser geht das vordere Ende des Samenfadens voraus, während sich das Spermatozoid dauernd um seine Achse dreht, und unter gewöhnlichen Verhältnissen bei Beobachtung in Wasser die Gestalt des schraubig gewundenen Körpers unverändert bewahrt. Durch welchen Rhythmus der Bewegung die Wimpern die Fortbewegung vermitteln, ist noch nicht näher bekannt[2]) und wurde auch von mir nicht weiter studirt.

Die Samenfäden der Farne schießen zwar unter dem Mikroskop sehr flink umher, legen aber bei gewöhnlicher Zimmertemperatur kaum mehr als 15 bis 30 Mikromillimeter in der Secunde zurück. Immerhin muss bei solcher Schnelligkeit eine erhebliche Bewegungskraft thätig sein, insbesonders da die am hinteren Ende mitgeschleppte Blase einen nennenswerthen Widerstand im Wasser veranlasst[3]). Dieser wächst noch, wenn, was nach einiger Zeit bei manchen Samenfäden häufig vorkommt, die Blase durch Quellung

1) Vgl. Strasburger, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70. Bd. 7. p. 395.

2) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiol. 1881. Bd. 2. p. 364.

3) Die Samenfäden von Adiantum cuneatum sind im Mittel, die Blase mitgerechnet, doch ohne Berücksichtigung der Wimpern, etwa 15 Mikrom. lang und messen am breitesten Ende, also an der Blase etwa 8 Mikrom. im Durchmesser.

an Volumen zunimmt, und mit dem vermehrten Widerstand verlangsamt sich dann auch die Bewegung erheblich. Übrigens bewegte sich noch mit ungefähr $^1/_3$ der üblichen Schnelligkeit ein Samenfaden, der ein der Blase zufällig angeklebtes Sandkörnchen mitzuschleppen hatte, das, nach dem auf Grund seiner gemessenen Größe angestellten Calcül, die Hälfte bis $^2/_3$ des Gewichts des Samenfadens besessen haben dürfte. Auch in 10 prozentiger Lösung von arabischem Gummi, sowie in einer $^1/_2$ prozentigen, beim Erkalten eben merklich erstarrenden Gelatine arbeiteten sich die Samenfäden mit allerdings ansehnlich verminderter Schnelligkeit weiter. In diesen Medien wird übrigens zugleich die Bewegung der Wimpern gehemmt, und zwar sowohl durch den mechanischen Widerstand als auch durch die immerhin nennenswerthe osmotische Leistung der Gummilösung.

Die im Wasser schwärmenden Samenfäden behalten die Blase der Regel nach bis an ihr Lebensende, doch kann es auch zum Abreißen derselben kommen, wenn die Blase irgendwie festgehalten wird. Wir werden hiervon weiterhin zu sprechen haben und es sei hier nur bemerkt, dass die Blase auch vermöge ihrer eignen etwas klebrigen Beschaffenheit dann und wann adhärirt und so Veranlassung zum Abreißen des übrigen fortstrebenden Samenfadenkörpers giebt.

Die Blase dürfte wohl die Bedeutung eines Behälters haben, aus welchem dem Samenfaden Nahrung zugeführt wird, deren er doch gewiss bedarf, wenn er 1 Stunde und mehr schwärmt und hierbei eine erhebliche Arbeit leistet. Übrigens verschwindet die Stärke in der Blase während des Schwärmens nicht auffällig und in einem Versuche mit Samenfäden von Blechnum fraxineum vermochte ich nach einstündigem Schwärmen nicht ganz sicher zu entscheiden, ob der Stärkevorrath in der Blase abgenommen hatte. In diesem Versuche wurde ein Wassertropfen, in welchen soeben zahlreiche Samenfäden sich entleert hatten, in 2 Theile getheilt, der eine Theil der Samenfäden sofort mit Jodlösung getödtet, der andere Theil im Hängetropfen einer Feuchtkammer während einer Stunde in Regenwasser gehalten. In diesen Samenfäden schien allerdings im allgemeinen der Stärkevorrath in der Blase etwas vermindert zu sein gegenüber den 1 Stunde früher getödteten, doch ergab wenigstens dieser zweimal wiederholte Versuch kein ganz entscheidendes Resultat.

Der einzelne Samenfaden beschreibt, während er um seine Achse sich drehend fortrückt, mit dieser Achse entweder eine gerade oder eine schraubige Linie, lenkt aber bei Beobachtung unter Deckglas häufig von seiner Bahn plötzlich ab und vollzieht nicht selten eine Wendung, die ihn mehr oder weniger zu seinem Ausgangspunkte zurückkehren lässt[1]). Soll nun auch zugegeben werden, dass aus inneren Ursachen Ablenkungen von

1) Näheres bei Nägeli, in Schleiden und Nägeli, Zeitschrift f. wiss. Botanik. 1844. Heft 1. p. 177.

der bisherigen Bahn veranlasst werden, so rühren doch letztere sicher zum größten Theil vom Anstoßen an fremde Körper, also allgemein von äußeren Widerständen her.

In einem großen und tiefen Hängetropfen einer Feuchtkammer steuerten in der That die Samenfäden, so lange sie frei in Wasser schwammen, der Regel nach gleichmäßig in ihrem Curse, doch änderten einzelne diesen plötzlich, ohne dass irgend eine äußere Ursache zu entdecken gewesen wäre. Am besten ließ sich solches in einer klar filtrirten 10 prozentigen Gummilösung bei der stark verringerten Bewegungsschnelligkeit verfolgen und hier, wie in Wasser, konnte man beobachten, dass auch das Anstoßen an die freie Oberfläche des Tropfens zu Ablenkungen Veranlassung gab.

Beim Anstoßen an einen festen Körper wird die Bewegungsrichtung immer mehr oder weniger geändert, und dieses auch dann, wenn der Samenfaden so vorbeisteuert, dass nur der vordere Theil der langen Wimpern mit dem Körper in Contact kommt. So oft ich solches sah, war die Ablenkung eine solche, dass der Samenfaden sich von dem berührenden Körper entfernte, und dem entsprechend steuert auch ein Samenfaden, der gegen ein unter dem Deckglas gezogenes Fädchen oder Glasstreifchen anrennt, von diesem unter einem spitzen Winkel wieder hinweg, ohne dass übrigens der Einfallswinkel dem Ausfallswinkel jedesmal gleich ausfällt.

Bei senkrechtem Auftreffen wird ein Samenfaden auch wohl aufgehalten und setzt seine Achsendrehung, auf derselben Stelle verharrend, fort. In anderen Fällen prallt der senkrecht anstoßende Samenfaden etwas zurück, geräth hierbei in eine etwas geneigte Lage gegenüber seiner bisherigen Bahn, und wird nun vorwärtssteuernd, auch wenn er zunächst unter einem nur wenig vom Lothe abweichenden Winkel auftrifft, in eine ihn von dem hemmenden Körper entfernende Bahn gelenkt.

Bei allem Anstoßen bewahrt der schraubenzicherartige Körper unverändert seine Gestalt, wie ich namentlich an Samenfäden verfolgte, deren Bewegung durch Gummischleim oder niedere Temperatur verlangsamt war. Also nicht durch Krümmung des Körpers des Samenfadens, sondern durch modificirte Thätigkeit der Wimpern wird die Ablenkung veranlasst. Dabei muss ich unentschieden lassen, ob zur Erzielung dieser nur die mechanische Hemmung durch Berührung oder ein durch Contact erzielter Reiz in Betracht kommt. Letzteres gewinnt an Wahrscheinlichkeit durch die weiterhin mitzutheilende Sensibilität der Wimpern von Chlamydomonas pulvisculus, die durch Berührungsreize vorübergehend zum Stillstand kommen. Solcher Stillstand freilich tritt nicht bei den Samenfäden der Farne ein, deren Wimpern während und nach einem Contacte dauernd weiter arbeiten.

Im freien Tropfen, wie unter Deckglas, erreichen die nach allen möglichen Richtungen wandernden Samenfäden eine gleichmäßige Vertheilung, sofern nicht solches durch besondere Gründe verhindert wird. Eine solche Vertheilung erreichen die Samenfäden ebenso in verdünnten homogenen

Lösungen von äpfelsaurem Natron, die z. B. 0.001 bis 0.1 Prozent Äpfelsäure enthalten, denn nur bei Concentrationsdifferenz wird durch Äpfelsäure ein die Direction bestimmender Reiz ausgeübt.

Einseitige Beleuchtung hat keinen Einfluss auf die Vertheilung der Samenfäden, wie ich mich in wiederholten Versuchen mit Blechnum fraxineum überzeugte, in denen die Samenfäden theils im Hängetropfen der Feuchtkammer, theils unter Deckglas einseitig beleuchtet wurden.

Ebenso wird durch Herabdrückung der gewöhnlichen Partiärpressung des Sauerstoffs ein richtender Reiz auf die Samenfäden nicht oder wenigstens nicht in erheblichem Maße ausgeübt. Den Samenfäden geht eine Empfindlichkeit ab, welche den Spaltpilzen zukommt, die unter solchen Umständen nach dem sauerstoffreicheren Wasser steuern, also am Rande des Deckglases oder um Luftblasen unter diesem sich anhäufen. Selbst in Präparaten, in welchen die zugesetzten Bacterien solches thaten, war eine derartige Tendenz der Samenfäden nicht zu finden. Ja häufig steuerten, sowohl bei Gegenwart, als bei Fehlen von Bacterien, Samenfäden vom Rande gegen die Mitte des ziemlich dicht aufliegenden Deckglases, während ihre Bewegung mit weiterer Entfernung vom Deckglas vermindert und endlich ganz sistirt wurde, sicher in Folge des relativ verminderten Sauerstoffgehaltes. Zuweilen schien es freilich, als ob eine ganz geringe Tendenz der Samenfäden vorläge, das lufthaltigere Wasser aufzusuchen, doch vermag ich dieses aus meinen nicht weiter ausgedehnten Beobachtungen nicht zu behaupten und muss die Entscheidung, ob eine ganz schwache derartige Reizbarkeit besteht, ferneren Untersuchungen überlassen.

Ein relativ sauerstoffreiches Wasser in einer unter Deckglas geschobenen Glascapillare giebt also den Samenfäden keine Veranlassung, in jene zu wandern, und in der That sieht man sowohl unter diesen, als auch unter anderen Bedingungen nur ganz vereinzelt ein Spermatozoid dann einschwärmen, wenn sein Weg zufällig in den Capillarmund führt. Gar häufig wird aber auch dann der Samenfaden in Folge der Berührung mit dem Glasrand abgelenkt, und dieserhalb begreift man, warum verhältnissmäßig recht selten in eine engere Capillare ein Samenfaden gelangt, wenn selbst sehr viele dieser um die Öffnung der Capillare herumschwimmen.

Ohne nähere Untersuchung darf man es doch unbedenklich als Folge relativer Sauerstoffarmuth im Wasser ansehen, dass unter Deckglas die Samenfäden kürzer leben, als in einem Wassertropfen, dessen Oberfläche frei der Luft exponirt ist. In dem Hängetropfen der feuchten Kammer schwärmten noch nach 1 Stunde eine Anzahl Samenfäden derselben Probe, von welcher unter einem auf Papierstückchen aufgelegten Deckglas nach 30 Minuten, unter einem dichter aufgelegten Deckglas nach 12 Minuten lebende Samenfäden nicht mehr übrig waren. Wie dieser Versuch wurden noch einige andere mit analogem Resultate bei einer Temperatur von 16—18° C. ausgeführt, indem eine kleine Wassermenge, in welche sehr zahl-

reiche Samenfäden ausgeschwärmt waren, in obiger Weise vertheilt wurde. Von der bald eintretenden relativen Sauerstoffarmuth rührt es auch offenbar her, dass Samenfäden in einer Capillare bald zu Grunde gehen, wenn sie in diese durch etwas Äpfelsäure in großer Menge gelockt werden, denn verdünnte Lösungen neutraler äpfelsaurer Salze verkürzen das Leben der Spermatozoiden nachweislich nicht.

Die Lebensdauer der Samenfäden machte ich zwar nicht zum weiteren Gegenstand meines Studiums, doch hatte ich Gelegenheit kennen zu lernen, dass jene bei verschiedenen Arten und Individuen differirt[1]). Beiläufig sei auch nur bemerkt, dass bei 26° C. das Leben, also die große Periode der schwärmenden Samenfäden, sich schneller abspielt, als bei 7° C. Mit dem Alter wird endlich die Bewegung langsamer und hiermit hängt es offenbar zusammen, dass oft nur träge sich Samenfäden bewegen, die sogleich beim Einbringen in Wasser aus Antheridien solcher Prothallien entschlüpfen, welche ziemlich trocken gehalten waren und deren Antheridien hierdurch nach erlangter Reife gehindert wurden, sich zeitig zu öffnen.

2. Näheres über das Einschwärmen der gereizten Samenfäden in Capillaren.

In Folgendem soll nun näher die Reizwirkung der Äpfelsäure auf Samenfäden der Farne beleuchtet werden, auf welche mit diesem Stoffe gefüllte Glascapillaren in ähnlicher Weise als Anziehungspunkt wirken, wie geöffnete Archegonien. Zur Kenntnissnahme des Phänomens dieses Einschwärmens unter günstigen Bedingungen fassen wir Capillaren ins Auge, zu deren Füllung die wässrige Lösung eines neutralen Salzes der Äpfelsäure verwandt wurde, dessen Gehalt an dieser Säure 0.01 bis 0.5 Prozent beträgt. Wenn nichts anderes bemerkt, war die Äpfelsäure mit Natron neutralisirt, doch ist der Erfolg mit anderen Salzen derselbe und auch bei höherer Concentration spielen sich die Erscheinungen in wesentlich gleicher Weise ab, abgesehen von den durch zu hohe Concentration veranlassten besonderen Erscheinungen.

Wird eine so beschickte Capillare zu in Wasser schwärmenden Samenfäden geschoben, so macht sich die Reizwirkung auf die in der Nähe des Capillarmundes befindlichen Samenfäden augenblicklich dadurch bemerklich, dass diese unter plötzlicher Ablenkung von der bisherigen Bewegungsrichtung nach der Öffnung der Capillare und dann in diese hinein steuern. Enthielt das Wasser viele schwärmende Samenfäden, so habe ich bei Anwendung einer 0.05 Prozent Äpfelsäure enthaltenden Flüssigkeit in Capillaren von 0.1 bis 0.14 mm Durchmesser innerhalb $^1/_2$ Minute bis 60 Stück

1) Vgl. Strasburger, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70. Bd. 7. p. 396.

von jenen gelangen sehen, und in 5 Minuten waren in manchen Fällen sicher 600 Stück in den Capillaren vereinigt. Das Einschwärmen dauert dann noch lange Zeit, bis zu 1 Stunde und mehr fort, und häufig bilden sich förmliche Pfropfen von Samenfäden in der Capillare, die bei reichlicher Ansammlung, sicherlich in Folge des relativen Sauerstoffmangels, bald nach Eintritt in die Capillare ihre Bewegung verlangsamen und dann schnell ihren Tod finden.

Ist eine mäßige Zahl Samenfäden vorhanden und sind diese auf eine nicht zu große Fläche vertheilt, so können diese mit der Zeit fast sämmtlich in der Capillare versammelt sein. So beobachtete ich z. B. in 2 Versuchen, in welchen ein Deckglas von 64 qmm Fläche verwandt wurde, unter welchem sich 24 resp. 33 Samenfäden befanden, dass nach 12 Minuten in der zugeschobenen Capillare von 0.12, resp. 0.13 mm Weite, die mit 0.1 Proz. Äpfelsäure enthaltender Flüssigkeit gefüllt war, alle Spermatozoiden vereint waren bis auf 1 resp. 2 Stück, die in dem umgebenden Wasser zur Ruhe gekommen waren.

Geräth ein vorbeisteuernder Samenfaden in den Wirkungsbereich der von der Capillare ausgehenden Diffusionszone der Äpfelsäure, so macht sich die Reizwirkung dieser durch sehr plötzliche Körperwendungen bemerkbar. Zuweilen biegt der Samenfaden scharf oder in einem Bogen ab, um der Capillarmündung zuzueilen, in anderen Fällen thut er dieses, nachdem er zunächst während 1 oder 2 Secunden wie erschreckt unbestimmt hin und her geschossen ist.

Auch bei dieser Reizwirkung der Äpfelsäure steht keinen Augenblick die Thätigkeit der Wimpern still, und wie bei Ablenkungen durch den Anstoß an feste Gegenstände erfährt bei solchen Wendungen der schraubenzieherartige Körper der Samenfäden keine Krümmungen, bewahrt vielmehr unverändert seine Gestalt. Ich constatirte dieses an Samenfäden, die in 8 bis 12 prozentiger Gummilösung sich befanden und der verlangsamten Bewegungen halber auch die durch die Reizwirkungen der Äpfelsäure verursachten Wendungen langsamer ausführten.

Der Samenfaden steuert dann von der verdünnteren zur concentrirteren Äpfelsäure, somit nach dem Punkte hin, von welchem aus Äpfelsäure sich diffundirend verbreitet. In unserem Falle ist das die Öffnung der Glascapillare, in anderen Versuchen wurde aus gleichem Grunde das Anziehungscentrum ein Äpfelsäure enthaltender Pflanzenschnitt oder ein Klümpchen wieder erstarrter Gelatine, die mit einer Lösung von äpfelsaurem Natron bereitet war.

Die so ihrem Anziehungspunkte zusteuernden Samenfäden halten im allgemeinen eine geradlinigere Bahn ein, als sie vor der richtenden Reizwirkung beschrieben, und dieses wird besonders auffällig, wenn durch Anwendung nicht zu verdünnter Äpfelsäurelösung ein intensiver Reiz ausgeübt wird. Dabei scheint aber die fortschreitende Bewegung, soweit das

Augenmaß ein Urtheil gestattet, nicht beschleunigt zu werden, doch gelangen natürlich die Samenfäden zu ihrem Ziele schneller, als es bei Einhaltung einer hin und her gebogenen Bahn der Fall gewesen wäre. Die Verhältnisse liegen hier also analog wie bei der phototaktischen Reizwirkung einseitiger Beleuchtung auf Schwärmsporen, deren Bewegung, während sie dem Lichte zusteuern, nach Nägeli [1]) und Strasburger [2]) nicht beschleunigt wird.

Der Samenfaden geht dann direkt in die Capillare oder schießt auch nicht selten an der Öffnung vorbei, um in einiger Entfernung, zumeist wohl da, wo er aus der Diffusionszone der Äpfelsäure in Wasser gelangen würde, zurückzukehren und nun in die Capillare einzudringen, oder um dieses Ziel erst nach wiederholtem Hin- und Herschießen zu erreichen. So entwickelt sich dann häufig ein lebhaftes Getümmel um die Capillare und hier und da enteilt auch einmal ein Samenfaden der Anziehungssphäre, um, einmal außerhalb derselben, nun in üblicher Weise seinen Weg fortzusetzen. Dieses Umschwärmen und Einschwärmen spielt sich nicht immer in gleicher Weise ab und ändert sich auch unter Umständen mit der Dauer des Versuches, indem sich ja allmählich die diffundirende Äpfelsäure weiter verbreitet.

Auch die in die Capillare gelangten Samenfäden verhalten sich nicht alle und nicht immer gleich. Gewöhnlich steuern die eingedrungenen Samenfäden mehr oder weniger weit in der Capillare hinauf, schwimmen dann aber oft gegen die Mündung zurück, um dicht vor oder an dieser plötzlich zurück zu prallen und wieder umzukehren. Doch schießen auch immer einzelne Samenfäden aus der Capillare, um in diese, nachdem sie sich in der Anziehungssphäre vor der Mündung in besagter Weise herumtummelten, zurückzukehren oder um gelegentlich auch der Anziehungssphäre zu enteilen.

In diesen Vorgängen, die ich nicht weiter auszumalen brauche, spielen auch Zufälligkeiten mit, die typischen Erscheinungen aber finden im Wesentlichen ihre Erklärung in der fortschreitenden Diffusion der Äpfelsäure und in dem Verhältniss zwischen Reizgröße und Intensität der Reaction. Es ist deshalb hier geboten, in dieser Hinsicht zum Verständniss einiges Thatsächliche vorauszuschicken, für welches weiterhin die Begründung gegeben wird.

Zunächst sei hier nochmals betont, dass in homogener Äpfelsäurelösung die Samenfäden sich gleichmäßig, wie in reinem Wasser, vertheilen und sich der Einfluss jener selbst bei höherer Concentration der äpfelsauren Salze (mit einem Gehalt von 1 Proz. und mehr Äpfelsäure in der Lösung), nur in der durch die osmotische Wirkung verlangsamten Bewegung gel-

1) Beiträge zur wiss. Botanik. 1860. Heft 2. p. 102.

2) Wirkung d. Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen. 1878. p. 27.

tend macht. Erst durch einen Concentrationsunterschied wirkt also die Äpfelsäure als ein die Bewegungsrichtung bestimmender spezifischer Reiz, wie ja auch z. B. erst bei einseitiger Beleuchtung das Licht heliotropische und phototaktische Bewegungen veranlasst.

Wie bei jeder auslösenden Wirkung bedarf es auch bei der Äpfelsäure einer gewissen Größe des Reizes, um eine merkliche Reaction zu erzielen, und diese Reizschwelle ist erreicht, wenn die zugeschobene Capillare mit einer Lösung gefüllt ist, welche 0.001 Proz. Äpfelsäure enthält.

Mit zunehmender Reizgröße wächst aber die durch die erzielte Richtungsbewegung angezeigte Empfindung langsamer als der Reiz, und zwar besteht hier ein analoges Verhältniss wie nach dem Weber'schen Gesetze zwischen Reiz und Empfindung. Sind demgemäß Samenfäden, indem sie sich in einer Lösung äpfelsaurer Salze befinden, dem Reize dieses Agens ausgesetzt, so muss, um eben merkliches Einschwärmen in eine zugeschobene Capillare zu erzielen, der von dieser ausgehende Reiz, also die Concentration des Inhalts, stets in gleichem Verhältniss zur Concentration der den Samenfäden als Aufenthaltsort gebotenen Flüssigkeit stehen. In der That wurde, als letztere 0.0005 Proz. Äpfelsäure enthielt, eben merkliches Einschwärmen in eine Capillare mit 0.015 prozentiger Lösung beobachtet und ebenfalls die 30fache Concentration in der Capillare, nämlich ein Gehalt von 0.3 Proz. Äpfelsäure in der Capillarflüssigkeit war nöthig, um wieder eine eben merkliche Reaction mit Samenfäden zu erhalten, die sich in einer 0.01 Proz. Äpfelsäure enthaltenden Lösung befanden. In letzterem Falle muss also der zur Reizung nöthige Concentrationsunterschied absolut viel größer sein, als in der verdünnteren Lösung.

Auf in Wasser befindliche Samenfäden wirkt also schon eine äußerst verdünnte Äpfelsäure als ein Richtungsreiz, während aber die Spermatozoen in die von dem Capillarmunde ausgehende Diffusionszone gelangen und in dieser fortschreiten, gelangen sie in immer concentrirtere Lösung und die die Bewegung nach dem Capillarraume bestimmende Reizwirkung nimmt ab, weil bei ungestörter Diffusion die Concentration in der Diffusionszone in gleichmäßiger Weise nach dem Ausgangspunkte, also hier nach der Capillaröffnung hin zunimmt.

Unter Beachtung dieser Thatsachen ist es begreiflich, warum öfters Samenfäden eine Schwärmsphäre um den Capillarmund bilden, ohne reichlich einzudringen, nämlich dann, wenn die Flüssigkeit in der Capillare die Concentration der unmittelbar vor dem Capillarmund befindlichen Lösung von Äpfelsäure nicht in genügendem Maße übertrifft, um einen Richtungsreiz auszuüben. Dabei prallen aber die Samenfäden zurück, wenn sie in der Diffusionszone nach außen fortschreitend in verdünntere Lösung gerathen. Schon der Störungen halber, welche in dem Diffusionsvorgang Wasserströme, die herumschießende Bewegung der Samenfäden u. s. w.

veranlassen, und die in verschiedenen Versuchen in ungleichem Maße eintreten, spielen sich Anziehung und Einschwärmen der Samenfäden nicht immer in derselben Weise ab. Übrigens zielen die Vorgänge, welche die Verbreitung der Äpfelsäure begünstigen, im allgemeinen dahin, eine relativ hohe Concentrationsdifferenz am Capillarmund zu unterhalten und so das Einschwärmen zu befördern. Dem entsprechend wirkt auch Auswaschen und man kann leicht beobachten, wie nach langsamem Durchsaugen von Wasser mittelst Fließpapier die Samenfäden unter dem Deckglas, die zuvor eine ausgedehntere Schwärmsphäre bildeten, sich wieder enger um die Öffnung der Capillare drängen und präciser einschwärmen.

Innerhalb der Capillare übt der Inhalt keinen richtenden Einfluss auf die Samenfäden, weil, insbesondere zu Beginn des Versuches, die Concentration der Lösung ziemlich gleichmäßig ist. Das Zurückprallen am Capillarmund ergiebt sich wieder aus dem hier liegenden Concentrationsunterschied. Mit längerer Dauer des Experiments wird dann mit fortschreitender Diffusion aus naheliegenden Gründen wohl auch erreicht, dass in der Capillare selbst auf die Samenfäden ein Reiz ausgeübt wird, welcher sie nach dem Inneren der Capillare treibt. Dieser entschlüpfen aber immerhin wieder einzelne Samenfäden, insbesondere bei geringerem Gehalt von Äpfelsäure in der Capillarflüssigkeit. Indess würde bei genügender Reizwirkung die Ansammlung der Samenfäden doch eine sehr große werden, wenn diese auch nicht dadurch begünstigt würde, dass der relative Sauerstoffmangel in der Capillarflüssigkeit langsamere Bewegung und baldige Tödtung der Spermatozoen herbeiführte, und dies um so mehr, je lebhafter der Sauerstoffconsum in der Capillare durch zahlreiche Spermatozoen wird.

Mit der fortschreitenden Diffusion erweitert sich auch die als Reiz wirksame Sphäre, und zwar wird diese im allgemeinen endlich um so weiter reichen, je concentrirter die eingefüllte Lösung ist, weil dann ferner vom Capillarmund die zur Reizschwelle nöthige Concentration rückt. Wenigstens das schnellere Vorrücken dieser letzteren sprach sich darin aus, dass, bei gleicher Weite (0.13 mm) der Capillare nach 5 Minuten die Wirkungssphäre, d. h. die Zone, an deren Grenze vorbeisteuernde Samenfäden gereizt wurden, etwa $1^3/_4$ mm weit reichte, als in die Capillare 0.1prozentige Äpfelsäurelösung gefüllt war, während sie sich in gleicher Zeit auf 4—6 mm Radius, vom Capillarmund aus gerechnet, erstreckte, als eine 2 Proz. Äpfelsäure (beidemal als Natronsalz) enthaltende Lösung sich in der Capillare befand.

Bei Verwendung enger Glascapillaren von 0.03 bis 0.04 mm lichtem Durchmesser spielt sich das Phänomen des Einschwärmens in wesentlich gleicher Weise ab. Begreiflicher Weise gelangen hier, wo zudem das Anstoßen an den Rand der Öffnung öfters eine ablenkende Ursache wird, verhältnissmäßig weniger Samenfäden in gleicher Zeit in die Capillare, doch habe ich innerhalb 2 Minuten bis zu 30 Stück einschwärmen sehen, wenn

reichliche Samenfäden in dem umgebenden Wasser vorhanden waren. In diesem Falle ist das schnelle Schießen der Samenfäden insofern dem Einschwärmen nicht günstig, als öfters die an die Ränder der Capillaröffnung anprallenden Samenfäden seitlich abgelenkt werden. Demgemäß wirkt eine Verlangsamung der Bewegung begünstigend und ich fand in der That das Eindringen in die Capillare an Präcision gewinnen, als ich zur Füllung derselben einen zähflüssigen Traganthschleim verwandte, welcher 0.01 bis 0.1 Proz. Äpfelsäure enthielt. Der aus den Capillaren hervortretende Schleim bildete dann eine kleine Sphäre, welche bewirkte, dass die Samenfäden mit stark verlangsamter Bewegung an den Capillarmund gelangten. Übrigens wirkt Traganthschleim ohne Zusatz von Äpfelsäure durchaus nicht anziehend auf Samenfäden.

Sowohl aus engeren als aus weiteren Capillaren gelangen immer einzelne Samenfäden in die den Capillarmund umgebende Schwärmsphäre und vereinzelte enteilen auch dieser. Mit dem Austritt aus der Capillaröffnung gewinnen die Samenfäden eine auffallende hin- und herschießende Bewegung, während die nur bis zur Öffnung gelangenden hier plötzlich zusammenschrecken und dann in die Capillare zurückwandern. Unter diesen Umständen musste die Frage aufgeworfen werden, ob vielleicht neben der durch die Concentrationsdifferenz bedingten richtenden Wirkung speziell der Übergang von der dichteren zur verdünnteren Lösung einen besonderen Reiz ausübe. Ohne Analogie wäre es ja nicht, dass der Abfall anders als die Steigerung influirt, denn in den auf Temperaturschwankungen reagirenden Blüthen wirkt der Temperaturabfall anders als die Temperatursteigerung [1]), und Bacterium photometricum schreckt nach Engelmann [2]) bei plötzlicher Abnahme, nicht aber bei Zunahme der Helligkeit zusammen, so dass dieserhalb eine erleuchtete Zone wie eine Falle wirkt, weil dieses Bacterium ungehindert aus dem Dunklen ins Licht schwimmt, aber zurückschreckt, wenn es aus dem Licht nach dem Dunkeln steuert.

Eine solche besondere Reizwirkung der Concentrationsabnahme besteht indess bei den Samenfäden der Farne nicht. Bei Annäherung der in der Capillare befindlichen Spermatozoiden an die Öffnung gelangen dieselben in eine Zone stark fallender Concentration der Äpfelsäure, und der hierdurch bedingte kräftige Reiz bedingt die plötzliche Wendung, wie ja auch Samenfäden plötzlich zusammenfahren, wenn sie in Wasser schwimmend in die Wirkungssphäre von Äpfelsäure gerathen. Gelangen aber Samenfäden aus der Capillare in die Diffusionszone vor dieser, so schießen sie, abgesehen von den besonderen solches begünstigenden Wirkungen in der Diffusionszone, schon deshalb lebhafter umher, weil ihnen innerhalb der Capillare der beschränkte Raum weitergehende Excursionen verwehrte. In der That

1) Pfeffer, Die period. Bewegungen der Blattorgane. 1875. p. 130.
2) Pflüger's Archiv f. Physiologie. 1882. Bd. 30. p. 110.

bemerkte ich lebhafteres Herumschießen beim Austritt aus der Capillare auch dann, als ich eine solche, in der Flüssigkeit mit 0.01 Proz. Äpfelsäure sich befand, nachdem eine Anzahl Samenfäden hineingelockt war, in eine Flüssigkeit brachte, welche 0.5 Proz. Äpfelsäure enthielt, welche nun die Samenfäden veranlasste, aus der verdünnten Lösung in der Capillare in das diese umgebende Medium überzutreten.

3. Die Reizschwelle.

In allen Vorgängen wird eine Reaktion erst bei einer gewissen endlichen Größe des veranlassenden Reizes bemerklich und es ist schon vorher beiläufig bemerkt, dass in unseren Versuchen mit Samenfäden der Schwellenwerth der Reizwirkung der Äpfelsäure erreicht ist, wenn die zugeschobene Capillare eine Lösung mit 0.001 Proz. Äpfelsäure enthält.

Bei solchen schwachen Reizen ist freilich die anziehende Wirkung noch gering, doch unzweifelhaft. Gleich nach Zuschieben der Glascapillare werden einzelne in der Nähe der Öffnung vorbeisteuernde Samenfäden abgelenkt, wenn auch weniger plötzlich, als bei Anwendung concentrirterer Lösung, und steuern nach der Capillare hin, in welche gewöhnlich nur ein kleinerer Theil eindringt, während die anderen vor der Öffnung herumschießen. Indess sind diese herumschießenden Samenfäden bei der schwachen Reizwirkung nicht sehr fest gebannt und viele enteilen der Anziehungssphäre, so dass es zu einem dichten Getümmel, wie bei höherer Concentration, nicht kommt. Auch von den ohnehin spärlicher in die Capillare eindringenden Samenfäden kehren nicht wenige aus jener zurück und selten befinden sich nach 10 Minuten mehr als 10—25 Stück auch dann in der Capillare, wenn die umgebende Flüssigkeit zahlreiche Samenfäden enthält und sich in gleicher Zeit in einer mit 0.01 Proz. gefüllten Capillare vielleicht 400 derselben angesammelt hätten. Immerhin aber war bei richtiger Anstellung des Versuches die Anziehung ganz unzweifelhaft im Vergleich mit Glascapillaren, deren Inhalt Wasser oder eine verdünnte Lösung eines anderen Stoffes war, denn solche Capillaren üben durchaus keine anziehende Wirkung aus und gewöhnlich gelangt nicht ein einziger Samenfaden in die Capillare.

Bei Anwendung noch verdünnterer Lösungen mit 0.0008 Proz. und 0.0005 Proz. Äpfelsäure war gewöhnlich keine, zuweilen indess eine schwache und ganz unbestimmte Anziehung zu bemerken, bei der es ausnahmsweise zum Eindringen einzelner Samenfäden in die Capillare kam.

Wenn ich somit 0.001 Proz. Äpfelsäure als Reizschwelle der Äpfelsäure anspreche, so kann dieser untere Grenzwerth, welcher überhaupt nur für unsere Versuchsbedingungen gilt, der Natur der Sache nach nur als eine Annäherung betrachtet werden hinsichtlich der Reizgröße, welche eben merkliche Anziehung und gewisses Eindringen der Samenfäden in die

Capillare bewirkt. Wird solches durch geringere Concentration nicht erreicht, so wirkt diese doch immerhin noch als ein, wenn auch unzulänglicher Reiz, wie einmal die oben angeführten empirischen Erfahrungen und die Thatsache lehrt, dass eine kleine Menge Äpfelsäure in der umgebenden Flüssigkeit zu einer starken Steigerung der Concentration der Äpfelsäure in der Capillare nöthigt, um merkliche Reizwirkung zu erzielen (vgl. p. 376). Ferner muss ja zu einer zu verdünnten Äpfelsäure nur eine zur Erreichung der Reizschwelle nöthige, also für sich allein gleichfalls unwirksame Menge dieses Stoffes hinzugefügt werden, um merkliche Reizwirkung zu erzielen. Analog verhält es sich ja auch mit den zu schwachen, noch nicht zu unserem Bewusstsein kommenden Reizen, z. B. mit einem zu geringen Gewichte, dessen Druck erst nach Steigerung bis zum Schwellenwerthe des Reizes in uns Empfindung hervorruft, während die kleineren Gewichte, als unmerkliche Reizursachen, den von Fechner als unbewusst bezeichneten Empfindungen entsprechen.

In den auf Feststellung der Reizschwelle abzielenden Versuchen müssen die Prothallien sehr gut abgewaschen werden, um jede Spur von Äpfelsäure zu entfernen, die unter allen Umständen einen Einfluss auf die Reizwirkung der Capillarflüssigkeit haben, d. h. die Reizschwelle höher rücken würde. Weiter muss sogleich nach dem Zuschieben der äußerlich gut abgewaschenen Capillare beobachtet werden, da mit der Erweiterung der Diffusionszone die Abnahme der Concentration in dieser eine allmählichere und damit die Reizbedingung ungünstiger wird, ebenso wie durch Vorhandensein von Äpfelsäure in der umgebenden Flüssigkeit. In der That lässt bei Verwendung einer Capillare mit einem 0.001 Proz. Äpfelsäure enthaltenden Inhalt die anziehende Wirkung bald merklich nach und ist manchmal schon nach 5—10 Minuten nicht mehr deutlich.

Dass die Resultate nicht immer gleich ausfallen, ist nicht anders zu erwarten, da Wasserströme und andere Eingriffe verschieden influiren. Doch bin ich in keinem sorgfältig angestellten Versuche über die Reizwirkung von 0.001 Proz. Äpfelsäure zweifelhaft gewesen und zwar erhielt ich ein gleiches Resultat auch dann, als ich statt der üblichen Capillaren von 0.1 bis 0.14 mm Weite solche von 0.05 mm Weite verwandte. Übrigens ist nach dem Gesagten einleuchtend, dass, fände keine Diffusion statt, Äpfelsäure von noch geringerer Concentration als Reiz auf die aus reinem Wasser an sie gelangenden Samenfäden wirken müsste, denn faktisch ist ja in der reizend wirkenden Diffusionszone die Äpfelsäure wesentlich verdünnter, als die zur Füllung der Capillare angewandte Lösung. Da es indess kaum möglich ist, die Grenze der noch wirksamen Concentration auf Grund der eben angedeuteten Erwägung zu ermitteln, so soll die Reizschwelle nach der in die Capillare eingefüllten Flüssigkeit bezeichnet werden, um hiermit ein vergleichbares Maß für die Schwelle und für die Unterscheidung von Reizzuwachsen zu erhalten.

Die obigen Versuche wurden zumeist mit neutralem äpfelsauren Natron ausgeführt, doch gelten die gewonnenen Erfahrungen ebenso für freie Äpfelsäure und andere äpfelsaure Salze, da die Äpfelsäure in freiem und gebundenem Zustand in gleicher und gleich intensiver Weise als Reizmittel auf die Samenfäden wirksam ist. Es wurde nämlich dieses durch vergleichende Versuche mit der freien Äpfelsäure gegenüber neutralem und alkalischem Natronsalz, sowie gegenüber dem neutralen Ammoniak-, Baryt- und Kalksalz der Säure constatirt, die übereinstimmend für einen Gehalt von 0.001 Proz. Äpfelsäure in der Capillarflüssigkeit eine gleich starke Reizwirkung ergaben. Bei solcher Verdünnung macht sich noch nicht die abstoßende Reizwirkung saurer oder alkalischer Flüssigkeit geltend, welche es mit sich bringt, dass, wie noch mitgetheilt wird, bei höherer Concentration neutrale Salze eine stärker anziehende Wirkung auf die Samenfäden üben. Auch bei einem Zusatz von 0.3 Proz. Rohrzucker oder Salpeter, sowie von 1 Proz. arabischem Gummi zur Capillarflüssigkeit wurde für die Reizwirkung der Äpfelsäure derselbe Schwellenwerth gefunden.

Die Empfindlichkeit der Samenfäden bietet individuelle Unterschiede. Am empfindlichsten scheinen im allgemeinen die lebhaft bewegten Samenfäden zu sein und diese habe ich, soweit sich das beurtheilen lässt, sämmtlich durch Äpfelsäurelösung von 0.001 Proz. reizbar gefunden. Langsam sich bewegende Samenfäden steuerten aber gleichzeitig häufig indifferent vorbei und waren zum Theil selbst gegen 0.005 Proz. Äpfelsäure unempfindlich, welche die anderen Samenfäden schon in größerer Zahl in die Capillare lockte. Es waren diese langsamer bewegten Samenfäden zum Theil solche, welche ihrem Lebensende entgegen gingen und also hiermit an Sensibilität verloren, zum Theil abnorm gestaltete mit z. B. nur 1 bis $1^1/_2$ Schraubenwindung, welche sich gelegentlich vorfinden.

Alle diese Angaben basiren auf Versuchen, die bei einer Temperatur zwischen 14 bis 20° C. angestellt wurden, und ich muss dahin gestellt lassen, ob die Empfindlichkeit in hoher oder tiefer Temperatur sich ändert. Constatirt habe ich nur, dass bei 0 bis $^1/_2$° C. die sich jetzt recht langsam bewegenden Samenfäden reichlich in eine Capillare spazierten, welche eine 0.05 Proz. Äpfelsäure enthaltende Flüssigkeit enthielt, und dass bei 28° C. die Reizschwelle unverändert bei 0.001 Proz. Äpfelsäure lag. Nach den allgemeinen Erfahrungen über andere Reizbewegungen muss es übrigens sehr wahrscheinlich dünken, dass mit Annäherung an die Temperaturextreme die Empfindlichkeit der Samenfäden abnimmt.

Ein Einfluss der Beleuchtung auf die Empfindlichkeit der Samenfäden wurde in einigen in dieser Richtung angestellten Versuchen nicht bemerkt.

Als Untersuchungsobjekte dienten, wie früher bemerkt, Adiantum cuneatum und Blechnum fraxineum, doch erwiesen sich die Samenfäden aller darauf untersuchten Farne gleicherweise im hohen Grade empfindlich gegen Äpfelsäure, so die von Pteris serrulata, Coenopteris spec., Cerato-

pteris thalictroides, Aneimia fraxinifolia, deren Prothallien auf Torf erzogen worden waren. Die Reizschwelle wurde für Pteris serrulata und Coenopteris spec. in gleicher Weise wie für die erstgenannten Farne, bei 0.001 Proz. Äpfelsäure gefunden, während sie bei einer Cultur von Ceratopteris thalictroides erst mit 0.005 Proz. Äpfelsäure erreicht war. Hiernach bestehen also, wie ja auch nicht anders zu erwarten, spezifische Differenzen hinsichtlich der Empfindlichkeit. Wahrscheinlich muss es aber nach Obigem dünken, dass für alle Samenfäden der Farne in derselben Weise Äpfelsäure ein spezifisches Reizmittel ist, immerhin aber wird erst die empirische Erfahrung zu entscheiden haben, ob diese Vermuthung z. B. für die Ophioglosseae und Marattieae gilt.

Gegen alle anderen untersuchten und später zu nennenden Körper, darunter auch gegen solche, die der Äpfelsäure chemisch verwandt sind, verhielten sich die Samenfäden der Farne indifferent, mit Ausnahme von Maleinsäure, die neben Fumarsäure bei der trocknen Destillation von Äpfelsäure entsteht. Gegen Maleinsäure verhalten sich die Samenfäden analog wie gegen Äpfelsäure, nur wird die Reizschwelle erst bei höherer Concentration erreicht. Eben merkliches Einschwärmen fand ich, als die Capillarflüssigkeit 0.03 bis 0.04 Proz. Maleinsäure, als Natronsalz, enthielt. Bei einem Gehalt von 0.1 Proz. Maleinsäure in der Flüssigkeit war dann das Einschwärmen der Samenfäden in die Capillare erheblicher, aber immerhin nicht sehr ansehnlich. Bemerken will ich noch, dass es sich hierbei nicht etwa um eine Verunreinigung mit Äpfelsäure handeln kann, da die aus der chemischen Fabrik von Schuchhardt bezogene Maleinsäure auch dann noch als Reizmittel wirkte, als ich sie einer nochmaligen Destillation unterworfen hatte.

Die zur Reizung der Samenfäden nöthige Menge Äpfelsäure muss jedenfalls erstaunlich gering sein, da von der an sich so verdünnten Capillarflüssigkeit eine nur ganz geringe Menge Äpfelsäure genügt, um die locomotorische Richtungsbewegung der Spermatozoiden zu bestimmen. Dieses trat u. a. auch in einem Versuche ein, in welchem in einer Capillare von 0.06 mm lichtem Durchmesser die 0.001 prozentige Äpfelsäurelösung eine 1 mm lange Flüssigkeitssäule bildete. Also befanden sich 0.00284 cmm oder mg Flüssigkeit in der Capillare, in welcher 0.0 000 000 284 mg, also ungefähr der 36 millionste Theil eines Milligramm Äpfelsäure gelöst waren. Von dieser Menge kam aber sicher nur ein kleiner Bruchtheil, voraussichtlich weniger als der tausendste Theil, in Contact mit dem Samenfaden und bewirkte dessen Reizung.

Um einen richtigen relativen Maßstab hinsichtlich dieser geringen Stoffmenge zu gewinnen, müssen wir naturgemäß dieselbe mit der Größe eines Samenfadens vergleichen und im Vergleich zu diesem erscheinen die zur Auslösung nöthigen Mengen von Apfelsäure so winzig nicht. Ein Kegel, der wie ein Samenfaden 0.015 mm lang und 0.008 mm breit ist (vgl. p. 369),

hat ein Volumen von 0,00 000 025 also $^1/_4$ millionstel cmm, das der den ganzen Kegel nicht ausfüllende Samenfaden sicher nicht erreicht. Selbst wenn wir dieses Volumen oder an dessen Stelle ein Gewicht von $^1/_4$ millionstel mg annehmen, ist der Samenfaden nur 9 mal schwerer als die Gesammtmenge der in obigem Versuche in der Capillare enthaltenen Äpfelsäure. Wenn nun von dieser auch z. B. nur $^1/_{10\,000}$ zur Reizung des Samenfadens genügen sollte, so ist das doch im Verhältniss zum Gewicht dieses immer noch eine relativ weit größere Menge, als es 0,03 g Morphium im Verhältniss zum Körpergewicht eines Menschen sind, auf dessen Organismus solche Dosis schon energisch wirkt.

Mit solchem relativen Maße gemessen, erscheinen auch die in anderen Fällen als Reize wirksamen absolut geringen Stoffmengen oder mechanische Wirkungen nicht so geringfügig. Von bekannten Fällen nenne ich hier die Drüsenhaare von Drosera rotundifolia, die mit einer Krümmungsbewegung antworten, wenn das ja auch nicht große Köpfchen des Haares weniger als 0,00 000 328 g, d. h. als $^1/_3$ millionstel mg Ammonphosphat absorbirt, gegen welches Salz diese Haare am empfindlichsten sind[1]). Unter den nach sauerstoffreicherer Flüssigkeit sich hinbewegenden Bacterien werden die empfindlichsten nach Engelmann[2]) noch durch eine Sauerstoffmenge gereizt, welche etwa den trillionsten Theil eines Milligramms beträgt und somit den Grenzen sich nähert, welche die theoretische Physik für das Gewicht eines Sauerstoffmoleküls berechnet. Aber diese Organismen sind auch so winzig, dass ihrer Körpergröße gegenüber dieses kleine Sauerstoffquantum nicht verschwindend gering ist.

Solche relative Vergleichungen zeigen auch für andere Fälle, dass die auslösende Aktion gegenüber dem gereizten Organismus nicht so verschwindend gering ist. Ich erinnere hier nur an die überaus empfindlichen zarten Ranken von Passiflora gracilis, die schon durch ein angehängtes Platindrähtchen von 1.23 mg Gewicht zur Reizkrümmung veranlasst werden[3]).

Es liegt übrigens im Wesen der auslösenden Wirkungen, die wir, sofern sie den Organismus treffen, Reize nennen, dass beliebige Disproportionalität zwischen jenen und den durch sie ausgelösten Aktionen bestehen kann[4]). So kann durch den kleinsten Funken eine beliebig große Pulvermenge zur Explosion gebracht werden, deren Kraftentwicklung gegenüber die mechanische Arbeit jenes auslösenden Funkens in der That verschwindend gering erscheint. Solche Relationen, in welchen die auslösende Aktion zu einer relativ verschwindenden Größe herabsinkt, sind natürlich auch hinsichtlich der Reizwirkungen im Organismus denkbar, die leider zum größten Theil zur Zeit noch keinen sicheren Vergleich zwischen der

1) Darwin, Insektenfressende Pflanzen 1876. p. 246.
2) Bot. Zeitung 1883. p. 4.
3) Ch. Darwin, Bewegung u. Lebensweise d. kletternden Pflanzen 1876. p. 131.
4) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie 1881. Bd. 1. p. 4.

mechanischen Intensität des Reizes und der ausgelösten Thätigkeit gestatten. Ich erinnere nur daran, dass wir nicht sicher sagen können, welchem mechanischen Äquivalente die auslösende Wirkung des Lichtes beim Heliotropismus, der Schwerkraft beim Geotropismus, der Feuchtigkeitsdifferenz beim Hydrotropismus, den vorgenannten chemischen Reizen bei Erzielung der bezüglichen Auslösungen entspricht, und so kann uns ein Vergleich mit der einigermaßen mit mechanischem Maße meßbaren ausgelösten Aktion nur soviel sagen, dass letztere jedenfalls oft ein sehr großes Multiplum der zur Erzielung des Reizes aufgewandten Arbeit ist. Dies lehrt auch z. B. ein Vergleich zwischen dem zur Reizung von Mimosa pudica, resp. Ranken nöthigen Stoß, resp. Reibung[1]) und den bezüglichen ausgelösten mechanischen Aktionen[2]), ferner auch die Umsetzungen durch Diastase und andere Fermente, deren Wirkungen außerhalb des Organismus wohl als minimales Maß ihrer Aktionsfähigkeit im Organismus genommen werden dürfen. Immerhin lässt sich aus solchen und anderen hier nicht zu nennenden Beispielen ersehen, dass in ihnen das mechanische Äquivalent des Reizes zwar oft eine sehr kleine, doch keine geradezu verschwindende Größe gegenüber der Arbeitskraft der ausgelösten Aktion ist. Hinsichtlich der Samenfäden sei noch darauf aufmerksam gemacht, dass der durch Äpfelsäure bewirkte Reiz, analog wie einseitige Beleuchtung in den phototaktischen Bewegungen der Schwärmsporen, nur die zur entsprechenden Achsenrichtung nöthige Drehung des Körpers veranlasst, dessen Fortbewegung zum Ziele indeß ohne Beschleunigung der Bewegung geschieht.

4. Einfluss hoher Concentration und mechanischer Hemmungen.

Nach Besprechung der Reizschwelle sollen nun in Folgendem die Wirkungen behandelt werden, welche Steigerung der Concentration der Äpfelsäure und Beimengung anderer Stoffe zu derselben hervorrufen.

Bei gesteigerter Concentration wirken an sich indifferente Stoffe abstoßend auf die Samenfäden der Farne, welche, wenn sie in solche Lösungen höherer osmotischer Wirkung gelockt werden, darin schnell ihren Tod finden. Solches Empfindungsvermögen tritt z. B. hervor, wenn

---

1) Es sei hier beiläufig bemerkt, dass wie Wasser (vgl. Pfeffer, Physiol. Bd. 2. p. 215), so auch Quecksilber und Stäbe aus 6 bis 10 prozentiger erstarrter Gelatine nicht als Reiz auf empfindliche Ranken wirken, auch wenn damit gegen diese ein erheblicher Druck ausgeübt wird. Es ist also nicht der Druck als solcher, sondern der Contact und die Reibung mit einem festen Körper die äußere Reizursache. Weiteres über dieses Thema und das Verhalten anderer reizbarer Objekte werde ich in einer speziellen Arbeit mittheilen.

2) Über die Größe ausgelöster mechan. Aktionen vgl. Pfeffer, Period. Bewegungen d. Blattorgane 1875. p. 111, 145; Physiologie Bd. 2. p. 238, 269.

man zur Füllung der Glascapillare eine Flüssigkeit verwendet, welche neben 0.01 Proz. Äpfelsäure (als Natronsalz) 10 Proz. Salpeter gelöst enthält. Von der diffundirenden Äpfelsäure angezogen, steuern jetzt Samenfäden zahlreich gegen den Capillarmund, biegen aber an diesem oder etwas vor demselben mehr oder weniger plötzlich, z. Th. wie erschreckt ab. Nach 5 Minuten waren z. B. in die Capillare nur 4 Samenfäden gelangt, welche sogleich mit dem Eintritt ihre Bewegung sehr verlangsamten und schnell zu Grunde gingen. Dabei war in diesem Versuche die Zahl der Samenfäden ebenso zahlreich wie in einem gleichzeitig angestellten Experimente, in welchem eine Capillare mit 0.01 Proz. Äpfelsäuregehalt (ohne Salpeter) zugeschoben wurde und in 5 Minuten wohl 80 Samenfäden in die Capillare eindrangen. Zudem lehrte ja auch das Ausweichen der von der Äpfelsäure angelockten Samenfäden in dem erstgenannten Versuche die abstoßende Wirkung des Salpeters.

Nach 10 Minuten und weiterhin drangen in die 10 Proz. Salpeter und 0.01 Proz. Äpfelsäure enthaltende Capillare Samenfäden etwas reichlicher ein, offenbar weil inzwischen im unteren Theil der Capillare die Concentration in Folge der Diffusion gesunken war. In einzelnen Versuchen bildete sich jetzt im untersten Theil der Capillare, bis etwa $^1/_2$ mm von der Mündung entfernt, eine Ansammlung schwärmender Samenfäden, die beim Versuch, weiter einzudringen, mit Herannahen an die concentrirtere Lösung zumeist zurückprallten, während anderen solches Eindringen gelang, das ihnen schnell den Tod brachte. In anderen Versuchen war solche Ansammlung im untersten Stücke der Capillare nicht zu bemerken, vielmehr spielte sich auch weiterhin das Verhalten der Samenfäden ähnlich wie zu Anfang des Versuches ab, nur drangen allmählich mehr und mehr Samenfäden in die Capillare ein. Auf Abweichungen dieser und anderer Art soll indess nicht weiter eingegangen werden, da diese Folgen des nicht immer gleichen Verlaufs der Diffusion und der Verbreitung des Inhalts der Capillare kein besonderes Interesse in diesem Falle beanspruchen.

Mit abnehmender Concentration der Salpeterlösung verringert sich die abstoßende Wirkung und in der That schwärmten die Samenfäden zahlreich in die Capillare, als diese 5prozentige Salpeterlösung mit gleichem Gehalt an Äpfelsäure wie vorhin, also mit 0.01 Proz. enthielt. Immerhin war das Einschwärmen weniger präcis, als es beim Weglassen des Salpeters gewesen sein würde, und an manchen Samenfäden machte sich eine abstoßende Wirkung noch bemerklich. Diese war nicht mehr wahrzunehmen, als die Capillare mit 1prozentiger Salpeterlösung, die 0.01 Proz. Äpfelsäure enthielt, gefüllt war. Die eindringenden Samenfäden gingen auch in dieser Lösung schnell zu Grunde, weniger schnell freilich als in der 5prozentigen Lösung, in welcher sie schon unweit vom Capillarmund ihren Tod fanden.

Es handelt sich also hier um einen Antagonismus zwischen anziehender und abstoßender Wirkung und letztere kommt natürlich schon bei geringe-

rer Concentration zu stande, wenn mit Verminderung des Äpfelsäuregehaltes die anlockende Wirkung abgeschwächt wird. Neben 0.003 Proz. Äpfelsäure genügte schon 1 Proz. Salpeter, um ansehnliche Abstoßung zu erzielen, und nur sehr vereinzelte Samenfäden gelangten von den zahlreichen gegen die Capillare steuernden in diese. Dagegen drangen die Samenfäden noch reichlich in eine Lösung von 15.5 Proz. Salpeter, als neben diesem die Capillarflüssigkeit 0.5 Proz. Äpfelsäure enthielt, obgleich sofort mit dem Eintritt in die Capillare der Tod der Spermatozoiden erfolgte.

Die abstoßende Wirkung ist nicht etwa eine spezifische Wirkung des Salpeters, sondern entspringt allgemein der Empfindlichkeit der Samenfäden gegen concentrirte Lösungen, die voraussichtlich, ceteris paribus, nach Maßgabe ihrer osmotischen Leistung wirksam sind. Wenigstens fand ich, dass bei Verwendung des osmotisch weniger wirksamen arabischen Gummis[1]) noch in 12proz. Lösung dieses Stoffes, die daneben noch 0.01 Proz. Äpfelsäure enthielt, Samenfäden reichlich eindrangen, obgleich ihnen der dickflüssige Inhalt der Capillare erheblichen Widerstand entgegensetzte und ihre Bewegungen stark verlangsamte. Auch steuerten unter der anziehenden Reizwirkung von 0.01 Proz. Äpfelsäure Samenfäden reichlich in eine Capillare mit 12proz. Lösung von Rohrzucker, während diese erheblich abstoßend wirkte, als sie nur 0.003 Proz. Äpfelsäure enthielt.

Bei zunehmender Concentration eines äpfelsauren Salzes treten natürlich auch die steigende anlockende Reizwirkung der Äpfelsäure und die wachsende Abstoßung in Conflict und jedenfalls wird hierdurch bei ansehnlicher Concentration das Verhältniss zwischen Reizgröße und Anziehungswirkung beeinflußt. Die äpfelsauren Salze scheinen aber in allzugroßer Menge noch eine spezifische abstoßende Wirkung auf die Samenfäden zu haben. Denn in einer völlig neutralen Lösung des Natronsalzes mit 10 Proz. Äpfelsäure drangen zwar Samenfäden ein, die meisten aber wurden zunächst abgestoßen und zwar augenscheinlich stärker als selbst durch eine Lösung, die neben 15.5 Proz. Salpeter nur 0.5 Proz. Äpfelsäure enthielt, bei der die anziehende Wirkung also geringer sein müsste als bei der erstgenannten Lösung, wenn diese Reizwirkung auch nur langsam mit der zunehmenden Concentration wächst. Dabei ist die osmotische Leistung dieser 15.5 proz. Salpeterlösung ansehnlicher, als die des 10 Proz. Äpfelsäure enthaltenden Natronsalzes, wie sich daraus ergab, dass jene eine weitergehende Contraction des Protoplasmakörpers in den Zellen einer Conferva erzielte. Übrigens machte auch eine 5 Proz. Äpfelsäure enthaltende Lösung des neutralen Natronsalzes eine schon recht merkliche abstoßende Wirkung geltend.

Eine solche Umkehrung der Wirkung mit zunehmender Reizgröße hat übrigens keineswegs etwas befremdendes, vielmehr sind analoge Fälle mehr-

1) Vgl. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877. p. 75.

fach bekannt. Um bei locomotorischen Organismen zu bleiben, erwähne ich, dass die Schwärmsporen mit steigender Beleuchtung den Lichtrand fliehen, welchen sie zuvor aufsuchten,[1]) und dass Spirillum sowie Paramecium und andere Infusorien zu dem sauerstoffreicheren Wasser sich nur so lange bewegen, als der Partiärdruck des Sauerstoffs eine gewisse Größe nicht überschreitet, die sie dann fliehen macht[2]).

Die Samenfäden fliehen ferner eine stärker saure Lösung und so treten, bei Verwendung freier Äpfelsäure, mit zunehmender Concentration dieser anziehende und abstoßende Wirkung in Conflict. Bei einem Gehalt von 0.01 Proz. Äpfelsäure ist der Erfolg mit freier und der an Natron gebundenen Säure noch übereinstimmend, steigt aber der Säuregehalt auf 0.1 Proz., so schwärmen die Samenfäden sehr energisch in die Capillare des Natronsalzes, während sie zwar auch sogleich der freien Säure zusteuern, am Capillarmund aber ähnlich und zumeist wohl noch auffälliger zurückprallen, als in dem vorhin beschriebenen Versuche, in welchem die Capillarflüssigkeit 10 Proz. Salpeter und 0.01 Proz. Äpfelsäure enthielt. Einzelne in die Capillare eindringende Spermatozoen sind sofort todt, doch ist nach einiger Zeit im Eingang der Capillare eine genügend verdünnte Flüssigkeit entstanden, um in dieser ein Getümmel von Samenfäden zu gestatten.

Da in verdünnten Lösungen freie Äpfelsäure und ihre Salze gleich starke Reizmittel sind, so muss die dem Organismus schädliche sauere Beschaffenheit die Samenfäden zum Fliehen reizen. In der That werden auch die heranschwimmenden Samenfäden kräftig abgestoßen, wenn die Capillarflüssigkeit 0.01 Proz. freie Äpfelsäure und 0.2 Proz. Citronensäure enthält, die weder für sich, noch in ihren Salzen als Reiz auf die locomotorischen Bewegungen der Samenfäden influirt. Ob in der oben angewandten Concentration die Äpfelsäure, außer durch ihre saure Reaktion, noch in spezifischer Weise die Samenfäden zum Zurückweichen reizt, lasse ich unentschieden.

Auch alkalische Reaktion wirkt abstoßend auf Samenfäden, wie Versuche ergaben, in denen ich Lösungen verwandte, welche enthielten 1) 0.01 Proz. Äpfelsäure und 0.5 Proz. Natriumcarbonat; 2) 0.01 Proz. Äpfelsäure und 0.1 Proz. Natriumcarbonat. Diese Lösungen wurden gekocht, nach dem Erkalten mit Luft geschüttelt, und reagirten beide, die erste stärker, die zweite schwach alkalisch. Unter der anlockenden Reizwirkung der Äpfelsäure eilten zahlreiche Samenfäden nach der Öffnung der zugeschobenen Capillare, prallten aber vor dieser zurück, ähnlich wie bei den vorgenannten Versuchen mit freier Säure. Dieses geschah am auffälligsten an der stärker alkalisch reagirenden Lösung, in die zunächst nur 1 Samenfaden eindrang und baldigst seinen Tod fand. In die Lösung mit 0.1 Proz.

1) Strasburger, Wirkung d. Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878. p. 22.

2) Engelmann, Pflüger's Archiv für Physiologie 1881. Bd. 26. p. 541 u. 1882. Bd. 29. p. 394.

Natriumcarbonat wanderten zwar schon einige Samenfäden, doch wirkte auch sie noch deutlich abstoßend.

Die Samenfäden werden durch die ihr Entfliehen veranlassende Reizwirkung von Säuren und Alkalien vor der schädlichen Wirkung dieser Stoffe geschützt, doch weichen die Spermatozoiden keineswegs allen schädlichen Stoffen aus. In einer Capillarflüssigkeit, die neben 0.01 Proz. Äpfelsäure 0.8 Proz. salpetersaures Strychnin enthielt, steuerten die Samenfäden durchaus präcis ein, obgleich sie in dieser giftigen Flüssigkeit in 1 bis einigen Secunden, also in der Nähe der Capillaröffnung ihre fortschreitende Bewegung einstellten, noch relativ lange ihre Wimpern bewegten und dann zu Grunde gingen. Ebenso schwärmten die Samenfäden massenhaft in eine Capillare, in welcher eine Flüssigkeit mit 0.01 Proz. Äpfelsäure und 0.01 Proz. Quecksilberchlorid sich befand, in der sie sofort ihren Tod fanden, auch die Wimperbewegung sofort einstellten. Ob diese Flüssigkeit vielleicht eine ganz geringe abstoßende Wirkung ausübt, wie es mir fast schien, habe ich nicht näher zu entscheiden versucht. Immerhin muss nach obigen Erfahrungen als möglich erscheinen, dass nähere Prüfung noch andere Stoffe kennen lehrt, welche eine spezifische abstoßende Reizwirkung auf die Samenfäden der Farne ausüben.

Nach den nun mitgetheilten Erfahrungen zeigen uns also die Samenfäden durch die Ablenkung ihrer Bewegungsrichtung an, dass sie, außer der spezifischen Reizbarkeit durch Äpfelsäure und durch die analog wirkende Maleinsäure, gegen saure und alkalische Beschaffenheit, sowie gegen hohe Concentration (osmotische Wirkung) einer Lösung empfindlich sind und Contact mit festen Körpern auf sie als Reiz wirkt.

Die abstoßende Wirkung saurer, alkalischer und concentrirter Lösung schützt die Samenfäden gegen die tödtliche Wirkung dieser mit großer Sicherheit, so lange nicht gleichzeitig die anziehende Reizwirkung von Äpfelsäure sie in ihr Verderben treibt, und selbst dann noch wird ihnen jene abstoßende Wirkung wenigstens zu einem gewissen Schutze. In eine Capillare, die Flüssigkeit mit 0.2 Proz. freier Citronensäure oder 0,2 Proz. Natriumcarbonat ohne sonstigen Zusatz enthielt, sah ich trotz zahlreicher Samenfäden in der umgebenden Flüssigkeit keinen einzigen dieser eindringen, vielmehr bogen sie in der Nähe der Capillaröffnung derartig aus, dass im Laufe von 8 Minuten kein Spermatozoid durch Säure oder Alkali Schaden nahm.

Äpfelsäure und äpfelsaure Salze haben in genügend verdünnter Lösung, ebenso wie auch kleine Mengen indifferenter Stoffe, keinen Einfluß auf die Lebensdauer der Samenfäden, deren Bewegung, wie schon früher bemerkt, bei gleichmäßiger Vertheilung der Äpfelsäure in derselben Weise wie in Wasser fortdauert und auch dann augenscheinlich nicht beschleunigt wird, wenn einseitiger Angriff dieser eine locomotorische Richtungsbewegung veranlaßt.

Zur vergleichenden Prüfung der Lebensdauer der Samenfäden in Regenwasser und verdünnter Lösung von äpfelsaurem Natron vertheilte ich einen Wassertropfen, in welchen zahlreiche Samenfäden eben ausgeschwärmt waren, auf zwei Deckgläser, von denen jedes nachher als Deckel auf die Öffnung des Papprahmens einer Feuchtkammer gelegt wurde. Zu dem einen dieser Tropfen wurde dann sogleich ein ungefähr gleiches Volumen einer Lösung gebracht, die 0.04 Proz. Äpfelsäure, mit Natron neutralisirt, enthielt, so dass der Gehalt der Flüssigkeit auf dem Deckglas an Äpfelsäure sich auf annähernd 0,02 Proz. stellte. In beiden Tropfen hatte die Zahl der schwärmenden Samenfäden nach $^1/_2$ und $^3/_4$ Stunden, so weit eine oberflächliche Schätzung ein Urtheil gestattet, in gleichem Verhältniss abgenommen, und nach einer Stunde schwärmten in jedem der beiden Tropfen nur noch einzelne Samenfäden. In drei Versuchen kam ich immer zu demselben Resultate, ebenso, als ich die eine Hälfte der zum Vergleich dienenden Samenfäden in einer ungefähr 0.002 Proz. freie Äpfelsäure enthaltenden Flüssigkeit hielt, und gleiche Lebensdauer ergab sich auch, als ich die Samenfäden in Regenwasser mit solchen verglich, die in eine 0.02 Proz. Salpeter enthaltende Flüssigkeit gebracht worden waren.

In homogener verdünnter Lösung beeinflusst also die Äpfelsäure die Lebensthätigkeit der Samenfäden der Farne jedenfalls nicht in merklicher Weise, während sie durch Concentrationsdifferenz einen richtenden Reiz ausübt. Analoge Verhältnisse bieten übrigens manche andere Reizursachen, wie z. B. Schwerkraft und Feuchtigkeitsdifferenz, die bei einseitigem Angriff Geotropismus und Hydrotropismus veranlassen, bei allseitig gleichmäßiger Wirkung indess die Thätigkeit der Pflanze nicht in auffälliger Weise modificiren. Letzteres geschieht indess durch andere Agentien, jedenfalls durch solche, deren Ausmaß den Gang der allgemeinen Lebensthätigkeit beeinflusst, und die außerdem, wie z. B. Licht bei einseitigem Angriff, noch eine besondere, von diesem abhängige Reizwirkung erzielen. So liegt die Sache auch bei den Schwärmsporen, die durch einseitige Beleuchtung zu phototaktischer Bewegung veranlasst werden und, anderweitiger Beziehung zur Beleuchtung halber, im Dunkeln nicht zur Ruhe kommen[1]).

Zur Genüge ist in dem Mitgetheilten die Äpfelsäure als ein spezifisches Reizmittel gekennzeichnet, welches die Samenfäden der Farne veranlasst, nach der concentrirteren Lösung dieses Stoffes und damit nach dem Orte hinzusteuern, von welchem aus die Äpfelsäure in das umgebende Medium diffundirt. Dass in der That nicht fallende Concentration und Diffusionsbewegung als solche ein Reizmittel für die Samenfäden sind, ergiebt ja ohne weiteres das indifferente Verhalten dieser, das sie gegenüber Salpeter, Gummi, Zucker und anderen Stoffen zeigen, die in Capillaren zu den

1) Vgl. Strasburger, Wirkung des Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878. p. 52.

Samenfäden geschoben, gleichfalls sich diffundirend ausbreiten. Vielleicht wird die Zukunft auch noch eine Reizwirkung dieser Diffusionsbewegung im allgemeinen für irgend welche Organismen aufdecken, denen eine derartige Empfindlichkeit nutzbringend in ihrem Leben werden kann. Ob der Hydrotropismus hierher zu zählen ist, oder ob in ihm der Wasserdampf ein spezifisches Reizmittel ist, muss erst durch spezielle Untersuchungen entschieden werden [1]).

Die Äpfelsäure ist mir bis dahin nur als spezifisches Reizmittel für Samenfäden der Farne und von Selaginella bekannt geworden, während die Samenfäden von Marsilia, sowie die von Laub- und Lebermoosen, ferner die Gameten von Chlamydomonas und Ulothrix sich jener gegenüber indifferent verhielten, übrigens unter allen diesen nur für die Samenfäden der Laubmoose im Rohrzucker ein spezifisches Reizmittel näher erkannt wurde, das auf diese analog wie Äpfelsäure auf die Samenfäden der Farne wirkt. In Capillaren mit etwas concentrirterer Lösung von äpfelsauren Salzen steuern übrigens auch Bacterien, welche aber nicht durch diesen Körper allein, sondern durch Nährstoffe überhaupt zu locomotorischer Richtungsbewegung gereizt werden.

Beim Einschwärmen der Samenfäden in das Archegonium und die Eizelle, wovon fernerhin die Rede sein wird, kommen auch mechanische Widerstände in Betracht, und um den Einfluss solcher kennen zu lernen, theile ich in Folgendem Beobachtungen mit, welche an den durch Äpfelsäure angelockten Spermatozoiden beim Eindringen in Gummischleim, Traganthschleim, Gelatine und in enge Spalten gewonnen wurden.

Selbst in die recht dickflüssige Lösung von arabischem Gummi, welche 20 Proz. dieses Stoffes und 0.02 Proz. Äpfelsäure als Natronsalz enthielt, drangen Samenfäden immerhin reichlich ein, wenn sich auch eine kleine abstoßende Wirkung bemerken ließ. Freilich wurde schon beim Eintritt in den diffundirenden Schleim, also etwas vor der Öffnung der Glascapillare, die Bewegung retardirt, und nur langsam und mühsam arbeiteten sich die Samenfäden in der Capillare weiter. In verschiedener Entfernung von der Öffnung, zum Theil ganz nahe an dieser, fand ihr Vordringen eine Grenze, und nachdem noch längere Zeit die Wimpern mit mehr und mehr nachlassender Energie sich bewegt hatten, gingen die Samenfäden zu Grunde. Im wesentlichen gleich verhielten sich die Samenfäden gegen dickflüssigen Traganthschleim, der, ohne Zusatz von Äpfelsäure, so wenig wie arabischer Gummi oder Gelatine eine anziehende Wirkung ausübt.

Für das Eindringen, insbesondere in enge Capillaren, gewähren aber diese schleimigen Lösungen, wie schon früher (p. 377) bemerkt wurde,

---

1) Im Hydrotropismus könnte auch die durch ungleiche Dampfsättigung erzielte verschieden starke Transpiration opponirter Flanken des Organismus die nächste Reizursache werden.

einen Vortheil dadurch, dass sie den Samenfaden mit verlangsamter Bewegung an den Capillarmund ankommen lassen und hierdurch ein Zurückprallen seltner machen, das bei schnellem Heranschießen durch Anstoßen an den Capillarmund häufig veranlasst wird. Ferner ist auch anzuschlagen, dass quellender Schleim, wie es Traganthschleim ist, eine Sphäre um die Capillaröffnung bildet, welche wenigstens durch leichtere Wasserströmung nicht weggewaschen wird, und der aus dem Archegonium hervortretende zähflüssige Schleim ist in dieser Hinsicht noch widerstandsfähiger als Traganthschleim. Mit diesem Schleime wird aber auch das mechanische Fortspülen der den Schleim durchdringenden Äpfelsäurelösung erschwert und erzielt, dass diese allmählich, doch natürlich in bewegtes Wasser schneller, sich verbreitet.

Um wenigstens eine gewisse Vorstellung über den Austritt leicht diffundirender Stoffe zu gewinnen, machte ich folgende Versuche mit $1\,^1/_2$ prozentiger erstarrter Gelatine, die, wenn auch sehr weich, doch wohl eher im etwas höheren Grade als zähflüssiger Schleim Diffusion und Auswaschen erschwert[1]). Mit solcher durch das leicht diffundirende indigschwefelsaure Kalium tief blau gefärbter, durch Wärme verflüssigter Gelatine wurde die Spitze eines Glasstabes überzogen und diese nach dem Erkalten in etwa 400 ccm Wasser eingetaucht, das ruhig stehen blieb. Die erstarrte, bis 3 mm dicke Schicht der Gelatine hatte nach $^1/_2$ Stunde einen lichteren dünnen Saum erhalten, der nach 1 Stunde sich verbreitert hatte, während im Inneren die Gelatine noch tief blau war. Nach 2 Stunden war auch im Inneren die Gelatine viel lichter blau geworden und die äußere Partie war nur noch eben bläulich gefärbt. Nach 3 Stunden war leichte Bläuung nur noch in den innersten Schichten deutlich zu bemerken.

Nach diesen Erfahrungen geht, selbst in ruhigem Wasser, die Diffusion aus Gelatine ziemlich schnell von statten und aus Schleimmassen, deren Durchmesser 1 mm nicht erreicht, wie es bei dem aus dem Archegonium ausgeworfenen Schleim der Fall ist, wird also die leicht diffundirende Äpfelsäure durch eine genügende Wassermenge in einer beschränkteren Zeit entfernt werden.

Ähnlich wie in die oben genannten schleimigen Flüssigkeiten arbeiten sich die Samenfäden auch in recht weiche Gelatine hinein, während sie an etwas consistenterer Gelatine abprallen. Das Eindringen gelang in eine Gelatinmasse, die 0.7 Proz. Gelatine und 0.1 Proz. Äpfelsäure als Natronsalz enthielt und im erstarrten Zustand bei 16° C. so weich war, dass Glasstückchen von 4 mm Durchmesser zwar in Ruhe darauf liegen blieben, bei häufigen Erschütterungen des Gefäßes aber allmählich einsanken. In eine etwas consistentere, mit 1 Proz. hergestellte Gelatinmasse gelang schon das Eindringen nicht mehr.

1) Nach Graham (Annal. d. Chemie u. Pharmac. 1862. Bd. 121) diffundiren Salze in gallertartige Substanzen so schnell wie in reines Wasser.

Mit diesen festweichen Massen operirte ich, sowohl, indem ich Stückchen derselben direkt unter Deckglas brachte, als auch, indem ich die bei gelinder Temperatur verflüssigte Gelatine in eine Glascapillare füllte. In letzterem Falle wurde, um das Erstarren sicher zu erreichen, dann einige Zeit auf 0 bis $^1/_2$° C. abgekühlt, darauf mit einer Nadelspitze unter Wasser die Gelatine auf $^1/_2$ bis $^3/_4$ mm aus der Capillare entfernt und diese dann zu den Samenfäden geschoben. Letztere dringen nun in den wassererfüllten Raum der Capillare und stoßen, bis dahin schnell vorwärts steuernd, gegen die Gelatine. Selbst an der weichen, 0.7 prozentigen Gelatinmasse prallt (bei 16° C.) ein guter Theil der Samenfäden ab, biegt seitlich aus, um zurückkehrend von neuem das Eindringen zu versuchen. So entsteht ein lebhaftes Getümmel um die Gelatine, während dessen es einzelnen Samenfäden gelingt, in die Masse der Gelatine einzudringen und sich mit sehr verlangsamter Bewegung mehr oder weniger tief hinein zu arbeiten. Abgesehen davon, dass dieses Eindringen unterbleibt, spielt sich die Sache in gleicher Weise ab bei Verwendung einer 1 prozentigen Gelatinmasse. Werden Klümpchen von $^1/_2$ bis 1 mm Durchmesser solcher äpfelsäurehaltigen Gelatine direkt unter Deckglas gebracht, so stürzen von allen Seiten Samenfäden gegen jene hin, Anprallen, Umspielen und eventuell Eindringen wickeln sich aber in analoger Weise, wie in der Capillare ab, in welcher natürlich nur die freie Fläche den Samenfäden einen Angriffspunkt bietet.

Ähnlichen Erscheinungen wie den oben beschriebenen werden wir beim Eindringen der Samenfäden in die Eizelle begegnen.

Während und nach dem Eindringen in Gummischleim, Traganthschleim u. s. w. verändern die Samenfäden ihre schraubige Körperform jedenfalls nicht erheblich und dieses geschieht auch nicht beim Eindringen in concentrirte Salpeterlösung, welche durch ihre osmotische Wirkung die schnell ihr Leben einbüßenden Samenfäden schrumpfen macht. Dagegen kann der Körper zu steilerer Spirale ausgezogen und damit mehr oder weniger gestreckt werden, wenn sich die Samenfäden durch enge Kanäle durchzwängen oder auch wenn die mitgeschleppte Blase festklebt und der Samenfaden mit genügender Energie vorwärtsstrebt. Beide Ursachen, oder auch die erstgenannte allein, veranlassen in der That beim Einschwärmen in das Archegonium die hier zum Theil sehr weitgehende Streckung des Körpers der Samenfäden.

Bleiben die Samenfäden mit ihrem etwas klebrigen Bläschen an einem Stückchen Pflanzengewebe, an Gelatine oder überhaupt an irgend einem festen Körper hängen, so gelingt es ihnen öfters, doch keineswegs immer, von dem Bläschen sich loszureißen. Dabei kann sich, wie schon Strasburger[1]) bemerkte, das hintere Ende des Spermatozoiden zu einem Faden

1) Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70. Bd. 7. p. 396.

ausziehen, der endlich reißt und dem bis dahin gehemmten Samenfaden gestattet, nun eilig fortzuschwimmen.

Während dieses durch das Festkleben verhinderten Vorwärtsstrebens sieht man an manchen Samenfäden den Körper deutlich gestreckt werden und also periodisch die Steilheit seiner Schraubenwindung ändern. Es ist dieses offenbar eine Folge des mechanischen Zuges, welchen die vorwärtsstrebende Bewegungskraft ausübt. Aber lange nicht bei allen Samenfäden kommt unter solchen Verhältnissen eine merkliche Körperstreckung zuwege, und wir dürfen wohl vermuthen, dass in dem individuell verschiedenen Verhältniss zwischen Bewegungskraft und Elastizität des Körpers die Ursache dieses ungleichen Verhaltens liegt.

Einen Unterschied in diesen Vorgängen konnte ich nicht bemerken, wenn sich die Samenfäden in mäßig dickem Traganthschleim oder in homogener Äpfelsäurelösung von 0.02 Proz. Gehalt (als Natronsalz) befanden. Dagegen hat es mir scheinen wollen, als ob die Samenfäden sich leichter von ihrem Bläschen abrissen, wenn durch ungleiche Concentration der Äpfelsäure ein richtender Bewegungsreiz ausgeübt wird. Man kann dieses wohl auch verständlich finden, wenn man bedenkt, dass durch den anziehenden Reiz ein energisches Streben der Samenfäden nach einem bestimmten Ziele zu stande kommt, ein Streben, das auch in der geradliniger werdenden Bewegungsbahn sich ausspricht. Da aber die Bewegung selbst nicht beschleunigt zu werden scheint (vgl. p. 374), so kann freilich der Gewinn an Bewegungskraft unter dem Einflusse eines solchen Reizes, wenn überhaupt vorhanden, nur gering sein, und so vermögen wir auf Grund dieser Erfahrungen nicht sicher zu behaupten, dass ein solcher Richtungsreiz durch Äpfelsäure nothwendig das Abreißen der festgehaltenen Blase befördert, das freilich schon durch eine sehr geringe Verstärkung des Zuges sehr begünstigt werden könnte. Meine direkten Beobachtungen erlauben mir auch nicht, ein wirklich entscheidendes Wort in dieser Frage zu sprechen.

In den bezüglichen Versuchen vertheilte ich in das die Samenfäden enthaltende Wasser ein klein wenig feines Traganthpulver, um durch die aufquellenden Partikel dieses Anheftungspunkte für die Blase der Samenfäden zu gewinnen. Als ich dann nach einiger Zeit eine Capillare mit 0.1 Proz. Äpfelsäure, als Natronsalz, zuschob, hatte ich im ganzen den Eindruck, als ob die in die Anziehungssphäre dieser Capillare gerathenen anklebenden Samenfäden sich leichter losrissen, als ferner befindliche, welche dem Richtungsreiz nicht unterworfen waren. Da aber bei diesen Versuchen verschiedene Nebenumstände mit in Betracht kommen, kann ich dieselben um so weniger für entscheidend ansehen, als ich nur eine beschränkte Zahl von Beobachtungen anstellte. Übrigens sei hier noch bemerkt, dass dieses Abstreifen der Blase sowohl an den in Wasser, als den in mäßig dichtem Traganthschleim befindlichen Samenfäden vorkommt, und durch die Gegenwart des Schleimes eher gehindert, als gefördert scheint.

Die Streckung des Körpers, welche jeder Samenfaden beim Einschwärmen in das Archegonium durchzumachen hat, tritt auch ein, wenn ein Spermatozoid sich durch irgend einen anderen engen Raum hindurcharbeiten muss. Ich verfolgte u. a. diesen Vorgang an Längsschnitten aus dem Mark von Helianthus annuus und Momordica elaterium, die unter der Luftpumpe mit 0.04 proz. Äpfelsäure (als Natronsalz) injizirt worden waren und nach dem Abspülen zu den Samenfäden gebracht wurden. Von den gegen den Schnitt sich drängenden Samenfäden gelangten einzelne auch in enge Intercellularräume oder durch Risse der Zellhaut in verletzte Zellen. In beiden Fällen streckte sich der sich durch den zu engen Raum schraubende Körper zu einer um so steileren Spirale, je enger der zu passirende Raum war. Gelangte er damit in einen ihm Spielraum gewährenden Raum, so nahm der Samenfaden die frühere Gestalt wieder an. Behielt dagegen der Samenfaden, weil er in einen engen Capillarraum sich festgerannt hatte, die gestreckte Form längere Zeit, so glich er wenigstens dann nur einen Theil der Streckung aus, wenn es ihm gelang, mit schon stark verlangsamter Bewegung und schon näher seinem Lebensende aus seinem Gefängniss zu entkommen. Ich sah solches einigemal, als ich durch Zerreißung des Pflanzengewebes den Samenfäden Freiheit geschaffen hatte, und öfters läßt sich ohne Mühe gleiches am Archegonium beobachten. Mit dem Tode verharrt der Samenfaden, zunächst wenigstens, in der gestreckten Gestalt. Auch bei solchem Einschlüpfen in enge injicirte Intercellularräume sah ich wiederholt das Abstreifen der Blase.

Die mitgetheilten Versuche lehren, dass die Streckung der sich durchzwängenden Samenfäden nicht an ein schleimiges Medium gebunden ist, in welchem sich jene beim Einschlüpfen in das Archegonium vollzieht. Auch in Äpfelsäure enthaltendem, in einer Capillare befindlichem Traganthschleim beobachtete ich wiederholt solche Körperstreckungen, als ich den Schleim absichtlich so darstellte, dass darin Klümpchen von Traganth blieben, die dann hier und da bis auf enge Spalten aneinanderschlossen, durch welche sich gelegentlich ein Samenfaden hindurchzwängte. Besser noch erreichte ich diesen Zweck, als ich dem Traganthschleim etwas Weizenstärke beimischte und innerhalb der Capillare die Flüssigkeit so weit erhitzte, dass eine partielle Verkleisterung der Stärke eintrat.

Als Ursache der Körperstreckung der Samenfäden haben wir also kennen gelernt 1) den nach Festkleben der Blase von dem fortstrebenden Samenfaden ausgeübten mechanischen Zug, und 2) als allgemeinere und wirksamere Ursache das Hindurchzwängen durch enge Kanäle. Ob in letzterem Falle nur mechanischer Druck oder auch noch Reizwirkungen durch Contact im Spiele sind, wage ich nicht zu entscheiden. Als Thatsache kann ich nur berichten, dass ich in Intercellularen des Markes von Momordica eingedrungene Samenfäden fand, welche ihre übliche Körperform bewahrten, obgleich bei ihrer Drehung um die Achse die Cilien dauernd die begrenzende

Zellwand des Kanales streiften, dessen geringer Durchmesser eine völlige Ausstreckung der Cilien in einer zur Körperachse senkrechten Richtung gar nicht gestattete. In anderen Fällen war unter gleichen Umständen aber der Körper des Samenfadens zu einer steileren Spirale geworden, obgleich er selbst nicht an die Wandungen des Raumes anstieß. Doch wäre es immerhin denkbar, wenn auch nicht wahrscheinlich, dass in solchem Falle die wie Speichen gegen die Wand sich stemmenden Cilien durch mechanische Wirkung die Streckung erzielten.

5. Verhältniss zwischen Reizgröfse und Reaktionsgröfse.

Über die Beziehung zwischen Reizgröße und Reizerfolg sagen die bis dahin mitgetheilten Erfahrungen nur so viel bestimmt aus, dass mit zunehmender Concentration die anziehende Wirkung auf Samenfäden der Farne abnimmt, um endlich einer durch zu hohe Dichte der Lösung erzielten Abstoßung Platz zu machen, dass es also ein Maximum des Reizerfolges giebt, welches wir nach dem Sprachgebrauch der Pflanzenphysiologie Optimum nennen. Näheres über das Verhältniss zwischen Reizgröße und Reizerfolg oberhalb der Reizschwelle und unterhalb des Maximums soll in Folgendem mitgetheilt werden. Zuvor dürften aber einige allgemeinere Bemerkungen geboten sein.

Von der Reizbarkeit erlangen wir nur Kenntniss durch den Erfolg, durch die ausgelöste Reaktion, welche in Form einer äußeren oder inneren Bewegung sich kund giebt. In den unmittelbarsten Prozess der Reizung, in die moleculären Vorgänge, welche sich in der Wechselwirkung zwischen Reiz und sensiblen Theilen des Organismus abspielen, haben wir noch in keinem Falle Einsicht gewonnen und von der Kette von Prozessen, welche als Bindeglieder zwischen diesem Reiz und der Reaktion stehen, haben wir, wenn überhaupt einige, doch immer nur sehr lückenhafte Kenntniss. Mit dem Reizerfolge ist aber die spezifische Fähigkeit des Organismus constatirt, auf Eingriffe in bestimmter Weise zu reagiren, und wie man dieserhalb von einer Empfindlichkeit des Organismus längst spricht, nehme ich auch keinen Anstand, dem Organismus Empfindung zuzuschreiben. Diese Bezeichnung erlangt somit einen weiteren Umfang, als ihr in der psychologischen Physiologie zukommt, in welcher übrigens in der von allem Psychologischen entkleideten reinen Empfindung, als Bindeglied zwischen Physiologischem und Psychischem, nur ein nach Stärke und Qualität veränderliches inneres Sein verstanden wird[1]), und in der man auch von unbewussten Empfindungen redet.

Unsere eigenen Empfindungen werden uns nur durch psychologische

1) Vgl. z. B. Wundt, Grundzüge d. physiolog. Psychologie 1874. p. 273; Nägeli, Theorie d. Abstammungslehre 1884. p. 596.

Vorgänge bewusst, welche uns ermöglichen, auf Grund von Erfahrungen über die relative Größe zweier verschiedener Gewichte oder anderer Reize zu urtheilen, indess keinen Aufschluss über das Verhältniss geben, in welchem die durch die beiden Gewichte hervorgerufenen unmittelbaren Empfindungen stehen [1]). Von der Empfindung der außerhalb uns stehenden Organismen wird uns nur durch die als Folge sich ergebende Reaktion Kenntniss, und wenn wir auch so in die Lage kommen können, die Relation zwischen Größe des Reizes und der ausgelösten Bewegungen mit mechanischem Maße zu messen, so ist damit doch noch nicht das Verhältniss eruirt, welches zwischen den einzelnen Abschnitten der Reiz und Reaktion verkettenden Vorgänge besteht. Denn wenn auch z. B. der unmittelbarste Reizungsvorgang der auslösenden Aktion proportional steigen und fallen sollte, so ist deshalb doch ein ganz anderes Verhältniss z. B. zwischen der endlich ausgelösten Bewegung und dem sie unmittelbar veranlassenden Anstoß möglich. Bei der Unkenntniss dieser verkettenden Vorgänge lässt sich also derzeit nur das Verhältniss zwischen der Größe des Reizes und dem endlichen Erfolge ins Auge fassen. Wenn wir dennoch in Folgendem vom Verhältniss des Reizes und der Empfindung reden, so ist diese der Reaktionsgröße substituirt, und diese an sich derzeit eigentlich unzulässige Substituirung, welche nach diesen Vorbemerkungen zu keinen Missverständnissen Veranlassung geben kann, mag gestattet sein, um die analogen Verhältnisse zu kennzeichnen, welche zwischen Reiz und Empfindung im Menschen und zwischen Reiz und Reaktionsgröße in den Pflanzen bestehen. Ohnedies wird bei Feststellung der eben merklichen Reaktion bei verschiedenem Reize auch die Unterschiedsschwelle der Empfindung bestimmt, da ja erst bei einem gewissen Maße dieser die Reaktion eine merkliche Größe erreicht.

Ein Reiz vermag immer erst bei einer gewissen endlichen Größe, der Reizschwelle Fechner's, eine merkliche Empfindung resp. Reaktion zu erzielen, die aber vermöge der durch die physische Organisation beschränkten Aktionsfähigkeit mit dem Reize nur eine Steigerung der ausgelösten Thätigkeit bis zu einem gewissen Grade zulässt. Die obere Grenze, über die hinaus eine Steigerung der Reizstärke die Größe der Reaktion nicht mehr zu verstärken vermag oder gar eine Abnahme dieser bewirkt, können wir mit Wundt den Höhenwerth des Reizes (die Reizhöhe) nennen. Die Empfindlichkeit ist natürlich um so größer, je tiefer der Schwellenwerth des Reizes liegt, doch mit Verschiebung dieses wird nicht nothwendig der Reizumfang, das Verhältniss zwischen Schwellenwerth und Höhenwerth des Reizes verändert. Natürlich sind Reizschwelle, Reizhöhe und Reizumfang spezifisch (und auch wohl individuell) different. Dieses gilt ebenso für die Unterschiedsschwelle (von Fechner auch Verhältnisschwelle ge-

[1]) Vgl. z. B. Exner, in Hermann, Handbuch d. Physiologie 1879. II. 2. p. 216.

nannt) des Reizes und der Reaktion, resp. der Empfindung, wobei wir unter Unterschiedsschwelle den Reizzuwachs verstehen, welcher einem schon vorhandenen Reize hinzugefügt werden muss, um eine eben merklich werdende Reaktion (Empfindung) zu erzielen. Die eben merklich werdende Reaktion ist natürlich immer dieselbe constante Größe, zu deren Erzielung aber ein nach der Intensität des schon vorhandenen Reizes verschiedener absoluter Reizzuwachs nöthig sein kann und bei den Samenfäden der Farne nöthig ist, indem bei diesen die Unterschiedsschwelle der Empfindung zu dem Reizzuwachs in analogem Verhältniss steht, wie es das für unsere eignen Empfindungen gültige Weber'sche Gesetz aussagt.

Auf der Unterschiedsschwelle basiren die verschiedenen Methoden, welche zur Ermittlung des Verhältnisses zwischen Reizzuwachs und Empfindung in uns selbst angewandt sind, [1]) und zur Erforschung dieser Beziehungen bei den Samenfäden der Farne habe ich denselben Weg betreten.

Es wurden zu dem Ende die Prothallien statt in Wasser, in eine Lösung von neutralem äpfelsauren Natron gebracht und übrigens wie sonst behandelt. Durch Einbringen des Objektträgers in eine Feuchtkammer war dafür gesorgt, dass sich bis zum Erscheinen der Samenfäden und während der darauf folgenden Beobachtung die Concentration der unter Deckglas befindlichen Lösung nicht änderte. Darauf wurde eine Capillare mit äpfelsaurem Natron hinzugeschoben und durch vergleichende Versuche ermittelt, bei welcher Concentration eine eben merklich werdende anziehende Wirkung sich einstellte. Diese machte sich ganz in derselben Weise geltend, wie bei Erreichung der Reizschwelle, von der früher (p. 379) gehandelt wurde. Wie bei den auf diese bezüglichen Experimenten, musste auch bei Ermittlung der Unterschiedsschwelle, der Diffusion der Äpfelsäure halber, insbesondere auf das Verhalten der Samenfäden in der nächsten Zeit nach Zuschiebung der Capillare Gewicht gelegt werden.

Das unmittelbare Resultat dieser Versuche war, dass stets eben merkliches Einschwärmen begann, wenn die Äpfelsäurelösung in der Capillare die 30 fache Concentration der Außenflüssigkeit besaß, in welcher sich die Samenfäden von Adiantum cuneatum befanden. So wurden in einer Versuchsreihe bei 17° C. folgende Combinationen geprüft:

Die Außenflüssigkeit enthält Äpfelsäure:	Die Capillarflüssigkeit besitzt die			
	20	30	40	50 fache Concentration und enthält an Äpfelsäure:
1) 0.0005 Proz.	0.01 Proz.	0.015 Proz.	0.02 Proz.	0.025 Proz.
2) 0.001 -	0.02 -	0.03 -	0.04 -	0.05 -
3) 0.01 -	0.2 -	0.3 -	0.4 -	0.5 -
4) 0.05 -	1.0 -	1.5 -	2.0 -	2.5 -

In obiger Tabelle ist in jeder der 4 Horizontalreihen der Gehalt an Äpfelsäure in der Außenflüssigkeit und in denjenigen Capillaren verzeich-

1) Vgl. z. B. Wundt, Grundzüge d. physiologischen Psychologie 1874. p. 300.

net, welche zu den ausgeschwärmten Samenfäden geschoben wurden. Für die 20fache und 30fache Concentration der Capillarflüssigkeit wurde jeder Versuch mindestens viermal, für die 40 und 50fache Concentration zweimal wiederholt. Als Resultat ergab sich, dass bei 40 und 50 facher Concentration stets eine Anziehung der Samenfäden eintrat, die aber auch in allen der 16 einzelnen Experimente bei 30 facher Concentration merklich war und ungefähr so ausfiel, wie bei Erreichung der Reizschwelle, d. h. wenn zu in Wasser befindlichen Samenfäden eine Capillare mit 0.001 Proz. Äpfelsäure geschoben wurde. Für die 20fache Concentration der Capillarflüssigkeit sah ich keinmal eine sichere Anziehung, von der aber in drei von den 16 Versuchen eine unbestimmte Andeutung bemerklich zu werden schien.

Darnach würde also die Unterschiedsschwelle bei der 30fachen Concentration in analogem Sinne erreicht sein, wie die Empfindungsschwelle bei 0.001 Proz. Äpfelsäure, denn etwas tiefer liegende Concentration übte bei den auf letztere bezüglichen Versuchen zuweilen auch eine unbestimmte Anziehung aus. Gelegentlich dieser Versuche ist schon darauf hingewiesen, dass aus verschiedenen Gründen eine größere Annäherung an den Schwellenwerth kaum zu erreichen ist, und auch nach den oben mitgetheilten Resultaten hätte es keine Bedeutung gehabt, noch näher den Werth der Unterschiedsschwelle präcisiren zu wollen, den wir übrigens unter Annahme der 30fachen Concentration eher etwas zu hoch als zu niedrig schätzen.

Zu gleichem Resultate wie die mitgetheilten Experimente führten ebenso andere Versuchsreihen, in denen auch die Unterschiedsschwelle für Samenfäden constatirt wurde, welche in einer 0.04 Proz. Äpfelsäure enthaltenden Lösung sich befanden. Jede einzelne Versuchsreihe wurde immer in einem Tage erledigt und dabei Sorge getragen, dass die in ihr verwandten Capillaren annähernd gleichen Durchmesser besaßen, der in den näher mitgetheilten Experimenten zwischen 0.125 und 0.135 mm lichter Weite lag. Auch wurde noch in anderen Experimenten festgestellt, dass gar keine Anziehung stattfand, wenn die Capillarflüssigkeit 10 oder 5 mal mehr Äpfelsäure als die den Samenfäden zum Aufenthalt dienende Flüssigkeit enthielt. Besonders mag auch noch bemerkt sein, dass die Reizschwelle der Samenfäden unverändert bei einem Gehalt von 0.001 Proz. Äpfelsäure in der Capillare gefunden wurde, als die Außenflüssigkeit 0.02 Proz. Salpeter oder 0.05 Proz. Rohrzucker, also indifferente Stoffe enthielt.

Als unmittelbarer Ausdruck der nachgewiesenen Beziehungen ergiebt sich, dass der Zuwachs des Reizes, welcher eine eben merkliche anziehende Wirkung auf die Samenfäden ausübt, zu der Reizgröße, zu welcher er hinzukommt, stets in demselben Verhältniss steht. Da nach unseren Erfahrungen zur Erreichung der Unterschiedsschwelle die Capillarflüssigkeit 30 mal concentrirter sein muss, als die Aufenthaltsflüssigkeit der Samenfäden, so bedarf es also einer 29fachen Steigerung des Reizes zur Erzeugung eben

merklicher Empfindung. Doch können wir, der abgerundeten Zahl halber, ruhig eine 30fache Steigerung annehmen, da die Grenzwerthe ohnedies nur eine angenäherte Genauigkeit erreichen konnten, die übrigens völlig ausreichend ist, um die Richtigkeit der auf diese Experimente zu bauenden Schlüsse darzuthun.

Die Äpfelsäure übt also auch dann, wenn sie allseitig gleichmäßig die Samenfäden umgiebt, eine spezifische Wirkung auf die Samenfäden, deren absolute Empfindlichkeit gegen Äpfelsäure sie herabdrückt. Denn während die Reizschwelle für die in Wasser befindlichen Samenfäden schon bei 0.001 Proz. Äpfelsäure erreicht ist, muss zur Erreichung der Unterschiedsschwelle die Capillarflüssigkeit bei einem Gehalt des umgebenden Wassers von 0.0005 Proz. Äpfelsäure 0.015 Proz., und bei einem Gehalt des Wassers von 0.05 Proz. Äpfelsäure 1.5 Proz. von diesem Reizmittel enthalten.

Auch der gleichsinnige Reaktion erzielende Reiz der Maleinsäure beeinflusst das Empfindungsvermögen der Samenfäden im besagten Sinne. Doch habe ich nur constatirt, dass ein Gehalt der Außenflüssigkeit von 0.05 Proz. der weniger wirksamen Maleinsäure (als Natronsalz) das Einschwärmen der Samenfäden in eine 0.04 Proz. Äpfelsäure (als Natronsalz) enthaltende Capillare verhinderte, ohne näher zu untersuchen, bei welchem Verhältniss dieser Stoffe die Unterschiedsschwelle erreicht wird. Ich lasse somit dahin gestellt, ob für die Unterschiedsschwelle dasselbe Verhältniss besteht, wie für die Reizschwelle beider Stoffe, hinsichtlich derer die Maleinsäure ein ungefähr 40 bis 50 mal weniger wirksames Reizmittel als die Äpfelsäure ist, da (p. 382) die Reizschwelle für Maleinsäure erst erreicht wurde, wenn die Capillarflüssigkeit 0.04 bis 0.05 Proz. dieses Stoffes enthielt, während die Reizschwelle für Äpfelsäure bei 0.001 Proz. liegt.

Gleiche Beziehungen, wie diese für die Samenfäden der Farne erörterten, bestehen auch in uns hinsichtlich des Verhältnisses von Reiz, Reizzuwachs und Empfindung, und diese als Weber'sches Gesetz oder als Psychophysisches Gesetz bekannten Beziehungen sind Gegenstand vielfacher Untersuchungen gewesen, die sich aber sämmtlich nur auf die Sinnesempfindungen des Menschen beziehen[1]). Nach diesem Weber'schen Gesetze muss z. B. ein Gewicht von 1 g um $^1/_3$ g, von 2 g um $^2/_3$ g u. s. w. vermehrt werden, damit ein eben merklicher Unterschied der Empfindung wahrgenommen wird, und in analoger Weise ist die bezügliche Verhältnissconstante für Schallwahrnehmung ungefähr $^1/_3$, für Temperatur $^1/_{30}$, für Licht $^1/_{100}$[2]). Unser Vermögen der Unterschiedsempfindung ist also viel feiner als das der Samenfäden der Farne, bei denen erst mit 30facher Steigerung des Reizes die Unterschiedsschwelle erreicht wird.

1) Von Literatur nenne ich hier Fechner, Elemente der Psychophysik 1860, und Revision d. Hauptpunkte d. Psychophysik 1882. Wundt, Grundzüge d. physiolog. Psychologie 1874.

2) Vgl. z. B. Wundt, Lehrbuch d. Physiologie 1878. IV. Aufl. p. 589.

Das Weber'sche Gesetz scheint für alle unsere Sinnesorgane zu gelten, doch kann es nicht wunder nehmen, wenn Abweichungen von dem mathematischen Ausdruck sich bei Prozessen ergeben, die von vielen Umständen abhängig sind und von Nebenumständen beeinflusst werden[1]). Ohnehin muss mit steigendem Reize endlich eine Abweichung eintreten, da ja von einer gewissen Größe des Reizes ab eine Zunahme der Intensität dieses Empfindung oder Reaktion nicht mehr zu vermehren vermag und dieser Übergang sicher nicht ganz plötzlich eintritt, sondern allmählich sich einstellen wird. Es gilt dieses, wie für alle physiologischen Funktionen, auch für die Samenfäden und bewahrheitete sich in einem Versuche, in welchem sich die Samenfäden in einer 0,09 Proz. Äpfelsäure (als Natronsalz) enthaltenden Flüssigkeit befanden. Denn als zu dieser Capillaren geschoben wurden, deren Inhalt in Form des Natronsalzes die 40fache (3,6 Proz.) und 50fache (4,5 Proz.) Menge Äpfelsäure enthielten, machte sich keine Anziehung geltend und bei höherer Concentration wäre diese auch kaum noch hervorgetreten, da schon ein Gehalt von 5 Proz. Äpfelsäure erhebliche abstoßende Wirkung auf Samenfäden erzielt (p. 386).

Abgesehen von dieser mit höherer Concentration eintretenden Abweichung hat das Weber'sche Gesetz für die Samenfäden der Farne unter normalen Verhältnissen jedenfalls eine dem mathematischen Ausdruck nahe kommende Gültigkeit. Auch bei 5° C., während die Bewegung der Samenfäden schon merklich verringert war, war noch die 30fache Concentration der Capillarflüssigkeit nöthig, um eine eben merkliche Reaktion an den Spermatozoen zu bemerken, welche sich in einer 0,001 Proz. Äpfelsäure enthaltenden Flüssigkeit befanden.

Wie sich die Unterschiedsempfindlichkeit bei Samenfäden gestaltet, deren Lebensthätigkeit verlangsamt oder sonst beeinflußt ist, habe ich nicht untersucht. Es ist aber einleuchtend, dass unter constanten Bedingungen das Weber'sche Gesetz auch dann seine Gültigkeit behalten kann und wohl im allgemeinen auch behalten wird, wenn auch die Relation zwischen Reiz und dem zur Erzielung merklicher Reaktion nöthigen Reizzuwachs einen anderen Werth annimmt. Diese Überlegung gilt auch für Samenfäden mit individuell differenter Empfindlichkeit. Immerhin sind aber auch Verhältnisse denkbar, die durch besondere Eingriffe eine Abweichung von den an sich angestrebten Beziehungen erzielen könnten, welche im Weber'schen Gesetze ausgesprochen sind; doch da mir thatsächliche Beobachtungen in dieser Richtung für unsere Objekte nicht aufgestoßen sind, verzichte ich darauf, solche Eventualitäten zu discutiren.

---

1) Das in dieser Hinsicht über unsere Empfindungen Bekannte findet sich in den oben genannten Schriften. Ebenda sind auch die Einwände behandelt, auf Grund deren die Gültigkeit dieses Gesetzes von einzelnen Autoren in Frage gestellt wurde, so namentlich von G. E. Müller, Zur Grundlegung d. Psychophysik 1878.

Die von Fechner herbeigeführten Erweiterungen und Verallgemeinerungen des Weber'schen Gesetzes sind in der citirten Literatur zu finden und hier beschränke ich mich darauf, einige uns näher liegende Folgerungen darzulegen.

In anderer Formulirung lässt sich das Weber'sche Gesetz auch so ausdrücken: Während der Reiz in geometrischer Progression zunimmt, wächst die Empfindung (die Reaktion) in arithmetischer Progression; oder: soll die Intensität der Empfindung (Reaktion) um gleiche absolute Größen zunehmen, so muss der relative Reizzuwachs constant bleiben; oder: ein Unterschied je zweier Reize wird als gleich groß empfunden, wenn das Verhältniss dieser unverändert bleibt. Die beiden letzten Ausdrucksweisen des Gesetzes ergeben sich unmittelbar aus der ersten, die hier in elementarer Entwicklung veranschaulicht werden mag.

Befinden sich Samenfäden in homogener Äpfelsäurelösung von bestimmter Concentration, so sind sie einem gewissen Reize R unterworfen, der auf sie eine entsprechende Wirkung W ausübt, auch wenn unter diesen Umständen keine locomotorische Richtungsbewegung eintritt. Soll nun diese eben merklich werden, so muss die Reizwirkung auf die Samenfäden, und demgemäß die Reizempfindung dieser um eine kleine Größe w gesteigert werden. Es ist dieses erreicht, wenn die Flüssigkeit in der zugeschobenen Capillare 30 mal mehr Äpfelsäure enthält als die Außenflüssigkeit, und nun sind die angelockten Samenfäden dem Reize $R + 30\ R$ ausgesetzt. Denken wir uns nun die Samenfäden in dieser concentrirteren Flüssigkeit, so muss, um wieder eben merkliche Anziehung zu erzielen, die Empfindung um die gleiche Größe w von neuem gesteigert werden, indem eine Capillare zugeschoben wird, deren Concentration, resp. Reizwirkung entspricht $31\ R + 30\ .\ 31\ R$. So fortfahrend erhalten wir das Gesetz, nach welchem Reiz und Empfindung (Reaktion) wachsen, nämlich

			R entspricht	W
$R +$	$30\ R =$	$31\ R$	-	$W + w$
$31\ R +$	$30\ .\ 31\ R =$	$31\ .\ 31\ R$	-	$W + w + w$
$31\ .\ 31\ R + 30\ .\ 31\ .\ 31\ R =$		$31\ .\ 31\ .\ 31\ R$	-	$W + w + w,$

d. h. die Empfindung (die Reaktion) wächst in arithmetischer Progression, während der Reiz in geometrischer Progression zunimmt.

In unseren Experimenten hielten wir uns an die Unterschiedsschwelle der Empfindung, die, mag auch die absolute Reizwirkung variiren, doch immer eine constante Größe ist, denn stets beobachten wir ja das eben Merklichwerden der Reaktion, welche bei geringerer anziehender Reizwirkung verschwindet, bei größerer Reizwirkung die Schwelle übersteigt. Nehmen wir aber an, diese sei in allen vergleichenden Versuchen um ein gewisses, aber constantes Maß überschritten, der Reiz sei also dem entsprechend gesteigert, so bleibt obige Entwicklung unverändert. Damit ergiebt sich auf

Grund des ermittelten Werthes der Unterschiedsschwelle allgemein das oben schon in Worten formulirte Verhältniss, nach welchem die Empfindung mit steigendem Reize zunimmt.

Dieselbe Beziehung wie zwischen Reiz und Empfindung (Reaktion) besteht aber auch zwischen den Grundzahlen und den zu ihnen gehörigen Logarithmen; diese ändern sich um gleiche absolute Größen, wenn die Grundzahlen um gleiche relative Größe zunehmen. Somit kann man dem Weber'schen Gesetz den mathematischen Ausdruck geben: Die Empfindung ist proportional dem Logarithmus des Reizes. Bezeichnet man die Empfindung mit E, die zugehörige Reizstärke mit R, den Schwellenwerth des Reizes (bei dem $E = 0$ wird) mit s und mit C eine Constante so ist dann also

$$E = C \,.\, \log \frac{R}{s}\,^{1}).$$

Die Wahl der Einheiten für Reiz und Empfindung ist beliebig zu treffen, doch ändert sich natürlich mit den Einheiten die empirisch zu ermittelnde Constante. Um die Formel möglichst einfach zu gestalten, nimmt man als Einheit des Reizes den Schwellenwerth dieses, wodurch obige Formel zu $E = C \,.\, \log R$ wird. Die Constante C aber wird 1, wenn man als Einheit der Empfindung die Grundzahl des bezüglichen Logarithmensystems nimmt, da der Logarithmus bekanntlich in jedem System = 1 ist[2]). Die Empfindungseinheit entspricht also bei Anwenduug Briggi'scher Logarithmen dem 10fachen, bei Anwendung natürlicher Logarithmen dem e fachen (2,718... fachen) des Schwellenwerthes des Reizes. Mit diesen Einheiten erhält dann die sog. Maßformel Fechner's den einfachsten Ausdruck $E = \log R$.

Um zu veranschaulichen, welche Empfindungen gegebenen Reizen und umgekehrt entsprechen, theile ich folgende Tabellen mit, die nach obiger Formel berechnet sind, in welcher also der Schwellenwerth als Reizeinheit und die dem e fachen Werth dieses entsprechende Reaktion (Empfindung) als Einheit der Empfindung gewählt ist[3]). In der Tabelle I ist die zum Reize gehörige Empfindung, in Tabelle II der zur Empfindung gehörende Reiz verzeichnet.

---

1) Näheres ist in der früher genannten Literatur nachzusehen. Ebenda ist auch gezeigt, wie diese Formel aus den Differentialgrößen sich einfach ergiebt.

2) Sei die Grundzahl des Logarithmensystems a, so wird die letztgenannte Formel $1 = C \log a$. Also $C = \frac{1}{\log a}$, und da $\log a = 1$, wird $C = 1$.

3) Ich entnehme diese Tabelle aus Fechner, Elemente d. Psychophysik 1860. Bd. 2, p. 51.

I.			II.		
R	E	$\frac{E}{R}$	E	R	$\frac{E}{R}$
0	—	—	0	1	0
1	0	0	1	2.7183	0.36788
1.5	0.4055	0.27031	1.5	4.4817	0.33469
2	0.6931	0.34657	2	7.3891	0.27067
2.718	1.0000	0.36788	2.718	15.154	0.17938
3	1.0986	0.36620	3	20.086	0.14936
4	1.3863	0.34657	4	54.598	0.07326
5	1.6094	0.32188	5	148.41	0.03369
6	1.7918	0.29821	6	403.43	0.01487
7	1.9459	0.27799	7	1096.6	0.00640
8	2.0794	0.25993	8	2981.0	0.00268
9	2.1972	0.24413	9	8103.1	0.00088
10	2.3026	0.23026	10	22026.0	0.00005

Auf der Tabelle beginnt natürlich die Empfindung erst merklich zu werden mit dem Schwellenwerthe, unterhalb dessen jene negativ ist. Oberhalb des Schwellenwerthes wächst die Empfindung zunächst schneller, dann langsamer als der Reiz. Es ergiebt sich das aus dem Verhältniss von $\frac{E}{R}$ das zunächst zunimmt, bei 2.718 ein Maximum erreicht, um weiterhin abzunehmen. Zwischen den Reizwerthen 2 und 4 ist dieses Verhältniss nahezu dasselbe, innerhalb dieses Intervalles steigt die Empfindung also annähernd proportional dem Reize.

Während die graphische Darstellung mit den Reizwerthen als Abscissenachse nach Tabelle I eine Curve liefert, welche ihre Concavität der Abscissenachse zuwendet, ist dieser die Convexität zugewandt bei der Curve, welche mit den Empfindungen als Abscissenachse und den zugehörigen Reizwerthen als Ordinaten nach Tabelle II construirt wird und die mit zunehmendem Reize einen sehr steilen Verlauf nimmt. Denn während nach Tab. II der Reiz nur um 1.7183 über seinen Schwellenwerth 1 gesteigert werden muss, um die Empfindung von 0 bis 1 (der Empfindungseinheit) zu erheben, muss für Erhebung der Empfindung von 9 auf 10 der Reiz um 13923 wachsen.

Die dargelegten Beziehungen zwischen der Größe des Reizes und der Reaktion erklären im näheren, wie und warum der in den Samenfäden wirksame Richtungsreiz abnimmt, wenn diese in der Diffusionszone einer Capillare zu immer concentrirterer Lösung vorrücken. In dieser werden dann die Samenfäden von der sie allseitig umgebenden Äpfelsäure in einen Reizzustand versetzt, vermöge dessen die absolute Concentrationsdifferenz der nächst anstoßenden concentrirteren Schicht der Diffusionszone einen geringeren Richtungsreiz ausübt, als es der gleiche absolute Concentrationsunterschied that, so lange die Samenfäden in verdünnterer Lösung sich befanden. Vorgreifend (p. 376) ist schon auf dieses Verhältniss hingewiesen und mitgetheilt worden, wie die thatsächlichen Beobachtungen beim Einschwärmen in Capillaren mit diesen Folgerungen harmoniren.

Im näheren lehren die das Verhältniss zwischen Reiz (Concentration der Lösung) und Reaktion ausdrückenden Zahlenwerthe, dass und warum beim Eintritt in concentrirtere Lösung, trotz noch bestehender absoluter Concentrationsdifferenz, die richtende Reizwirkung der Äpfelsäure aufhört, dann nämlich, wenn dieser Concentrationsunterschied einen die Unterschiedsschwelle der Empfindung erreichenden Reiz nicht ausübt. Ebenso ist leicht verständlich, warum die richtende Reizwirkung in einer Diffusionszone abnehmen muss, während diese sich ausbreitet. Denn da nach wie vor die Concentration der Äpfelsäure von der Capillare aus bis zu 0 abnimmt, der Abfall also allmählicher in ausgedehnterer Diffusionszone wird, ist für letztere der absolute Concentrationsunterschied für äquidistante Zonen geringer, in welche wir in beiden Fällen das Diffusionsgebiet zerlegt denken können. Mit Ausdehnung dieses wird also die absolute Steigerung der Concentration in der dem Samenfaden zunächst anstoßenden Flüssigkeitsschicht geringer, und damit auch der Richtungsreiz auf einen Samenfaden gegenüber einem solchen, der sich in der Zone gleicher Concentration in der zusammengedrängten Diffusionszone befindet. Hiermit hängt zusammen, wie schon früher erörtert, dass die Präcision des Einschwärmens der Samenfäden in eine Capillare wieder gesteigert wird, wenn man die diese umgebende Flüssigkeit erneuert und somit Veranlassung zur Wiederherstellung einer noch weniger ausgebreiteten und damit steiler abfallenden Diffusionszone giebt.

Das Weber'sche Gesetz war bis dahin nur für die zu unserem Bewusstsein kommenden Reize constatirt und die Thatsache, dass jenes auch die Beziehung zwischen Reiz und Reaktion eines anderen Organismus ausdrückt, ist eine wesentliche Erweiterung der Kenntnisse zur Beurtheilung des Ursprungs dieser Beziehungen. Denn so viel ist ja gewiss, dass wir die in dem Weber'schen Gesetze ausgesprochene Relation nicht in dem letzten materiellen Akte der Kette suchen dürfen, durch welchen die Reize der Seele zugeleitet werden, zum Bewusstsein kommen. Denn wollte man dieses allgemein, so müsste auch in den Samenfäden der Farne ein psychischer Vorgang analoger Art angenommen und weiter gefordert werden, dass dieser wiederum in proportionalem Verhältniss die Aktion veranlasse, durch welche die Samenfäden sich nach der als Reiz wirkenden Äpfelsäure hinbewegen.

Auf Grund der Erfahrungen an Samenfäden wird man gewiss aber geneigt sein, auch hinsichtlich der Beziehung zwischen Reiz und Empfindung im Menschen, die Ursache der im Weber'schen Gesetz ausgesprochenen Relation nicht in dem Übergang der Reizwirkungen zum Psychischen, sondern in einem physiologischen Vorgang zu finden. Diese Alternativen sind ohnehin noch streitig, denn während Fechner[1]) der psychophysischen An-

1) In den früher citirten Schriften. Eine Übersicht der Differenzpunkte giebt Fechner in Revision d. Hauptpunkte der Psychophysik 1882. p. 221.

sicht huldigt, vertreten G. E. Müller [1]) und Andere die physiologische Ansicht und immer ist die Entscheidung für eine dieser Ansichten, da schlagende Beweise fehlen, auf Abwägungen von Wahrscheinlichkeiten gegründet. Fechner sieht in dem Weber'schen Gesetz ein Grundgesetz allgemeiner Gültigkeit für die Beziehungen zwischen Nervenprozess und Seele, das der physiologischen Forschung somit, soweit es die psychische Funktion betrifft, entzogen ist. Nach der physiologischen Ansicht ist dagegen das Weber'sche Gesetz ein Erfahrungssatz, dessen physiologische Ursachen in den Eigenschaften der in der Reizbewegung betheiligten Organe begründet sind. In diesen materiellen Prozessen sucht Fechner eine Proportionalität mit dem Reize, um eben erst bei dem Übergang ins Psychische die im Weber'schen Gesetze ausgesprochene Relation eintreten zu lassen.

Mit dieser allgemeinen Kennzeichnung der bisherigen Sachlage muss ich mich hier begnügen und für Näheres auf die citirten Schriften verweisen. Übrigens wird man es begreiflich finden, wenn ich die Fechner'sche Bezeichnung »Psychophysisches Gesetz« vermeide, nachdem die diesem Gesetze zu Grunde liegende Relation für einen andern Organismus als gültig für die Beziehung zwischen Reiz und Richtungsbewegung erkannt ist.

Es drängt sich nun wieder die Frage auf, in welchem Gliede derjenigen Prozesse, welche Reiz und Reaktion verketten, die im Weber'schen Gesetze ausgesprochene Relation ihren Ursprung nimmt, oder ob diese als Resultante aus zwei oder einigen Variablen erzeugt wird. In dieser Hinsicht ist auch für die analogen Beziehungen unserer Empfindungen zur Reizgröße keine Einsicht gewonnen, obgleich die funktionelle Arbeitstheilung und die räumliche Trennung der im Prozess in Mitleidenschaft gezogenen Organe günstigere Bedingungen für den Verfolg des Vorganges in seinen einzelnen Stadien bieten.

Wie es im allgemeinen mit unserer Einsicht in die Kette von Prozessen steht, die von der unmittelbarsten Aktion der äußern Reizung ab bis zur endlichen Ausführung der Reaktion verlaufen, ist schon im Eingang dieses Kapitels angedeutet worden. Deutlich springt zunächst eine solche Kette von Prozessen auch für die Pflanzen dann in die Augen, wenn die reizbare Zone räumlich getrennt von der die endlich ausgelöste Reaktion ausführenden Zone liegt, denn dann wird ja jedenfalls in Folge des unmittelbaren Reizvorganges ein Impuls fortgesandt, welcher in einer mehr oder weniger fern gelegenen Partie zu den uns entgegentretenden Thätigkeiten Veranlassung giebt. Beispiele solcher Art bieten die Wurzeln, deren Spitze, durch Contact [2]) oder Schwerkraft [3]) gereizt, zu Krümmungen in der einige Millimeter rückwärts liegenden Zone Veranlassung giebt, ferner die Drüsenhaare des

1) G. E. Müller, Zur Grundlegung d. Psychophysik 1878.

2) Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881. p. 132. Ich sehe diese Sensibilität der Spitze nicht als widerlegt an.

3) Darwin, Ibid. p. 464. Krabbe, Bericht d. deutsch. Bot. Gesellsch. 1883. p. 226.

Blattes von Drosera, deren Köpfchen der sensible Theil ist, während die Reizkrümmung in tiefer liegenden Partien des Haares ausgeführt wird [1]). Eine Zusammenballung im Zellsaft der Drüsenhaare von Drosera geht gleichfalls von den reizbaren Köpfchen aus, schreitet das Haar hinab und weiter wird ein Impuls, in benachbarten Haaren aufsteigend, zu dem Drüsenköpfchen vermittelt, das, so gereizt, wieder eine von dem Drüsenköpfchen absteigende Zusammenballung im Zellsaft veranlasst [2]). Hier haben wir also einen Vorgang, der einer Reflexbewegung zu vergleichen ist, also einer Bewegung, die durch einen Reiz verursacht wird, welcher durch ein Centralorgan, aber ohne psychologische Mitte, zu dem in Aktion tretenden Organe geleitet wird.

Fällt aber auch der Angriffspunkt des Reizes und der Aktion in dieselbe Zone, so ist selbst im denkbar einfachsten Falle doch der unmittelbarste Einwirkungserfolg des Reizes und der an diesen anschließende, die mechanische Aktion vermittelnde Vorgang zu unterscheiden. Die Verkettung beider wird aber gewiss oft nicht so einfach sein, und selbst in der einzelnen Zelle, die ja ein gegliederter Organismus ist, könnten sehr wohl räumlich getrennt einige der Prozesse verlaufen, welche Reiz und ausgelöste Aktion verbinden.

Wie in den meisten Fällen ermangeln wir zur Zeit jeder Kenntniss über den Reiz und Aktion verkettenden Prozess in den Samenfäden, ja wir wissen nicht einmal, ob der ganze Organismus oder vielleicht nur die Cilien die gegen Äpfelsäure sensiblen Organe sind. So lässt sich denn auch schlechterdings nicht beurtheilen, in welchem Vorgang oder in welchen Vorgängen die im Weber'schen Gesetz ausgesprochene Relation ihren Ursprung nimmt. Diese könnte ebenso gut in der unmittelbarsten Reizwirkung liegen, als in einem spätern Gliede des ausgelösten Prozesses, und wir können nicht einmal sagen, dass Leitungswiderstände im Organismus als mitspielende Faktoren in den Samenfäden ausgeschlossen sind. Differenzirter Nerven, das lehren uns aber die Samenfäden, bedarf es nicht nothwendig, um das Verhältniss zwischen Reiz und Empfindung so zu gestalten, wie es das Weber'sche Gesetz ausdrückt.

Ob das Weber'sche Gesetz auch für das Verhältniss zwischen Reiz und Empfindung in anderen Reizungsvorgängen gültig ist, lässt sich aus den vorliegenden Untersuchungen an Pflanzen nicht sicher entscheiden und es ist mir auch nicht bekannt, dass mit niederen Thieren diese Frage einer Prüfung unterzogen wurde. Ich möchte aber glauben, dass in Pflanzen die Relation zwischen Reiz und Empfindung zwar vielfach, jedoch nicht allgemein dem Weber'schen Gesetz entspricht.

Nach später mitzutheilenden Erfahrungen dürfte das Weber'sche Gesetz in den locomotorischen Reizbewegungen Gültigkeit haben, zu welchen Sa-

1) Darwin, Insektenfressende Pflanzen 1876. p. 208.

2) Vgl. die Literatur in Pfeffer, Pflanzenphysiol. Bd. 2. p. 248.

menfäden der Laubmoose durch Rohrzucker, sowie Bacterien durch Nährlösung veranlasst werden.

Dagegen scheint die Athmung [1]) proportional der Temperatur zu steigen und dieses trifft auch für die Kohlensäurezersetzung in Pflanzen zu [2]). Im letzterem Falle könnte man freilich einwenden, dass hier das Licht mechanisch arbeitend in den Prozess selbst eingreift, und bei der Zunahme der Athmung mit der Wärme ist zu bedenken, dass es sich bei der Temperatursteigerung um Veränderungen eines alle Lebensthätigkeiten und somit auch die Athmung beeinflussenden Agens handelt. Allein wie dem auch sei, zur Zeit wissen wir nicht, ob vielleicht in bestimmten Kategorien von Reizen sich das Verhältniss zwischen Reizen und Aktion different gestaltet, und wir sind nicht berechtigt, in dieser Hinsicht von einem Fall auf einen andern zu schließen [3]).

In den heliotropischen und phototaktischen Bewegungen [4]) scheint die Empfindlichkeit gegen Lichtunterschiede nach den mir zu Gebote stehenden, noch unzureichenden Erfahrungen dem Weber'schen Gesetze sich anzuschließen. Für geotropische Krümmungen zeigt die Erfahrung wenigstens, dass die Reizwirkung langsamer steigt, als die auslösende Centrifugalkraft [5]). Dieses Verhältniss lassen dem allgemeinen Eindruck nach die Contactreize auf Ranken, auf Wurzelspitzen, auf Drüsenhaare von Drosera vermuthen, ebenso die letztere in Bewegung setzenden chemischen Reize. Entscheidende Versuche fehlen mir und aus der Literatur ist nichts zu entnehmen.

Natürlich habe ich hier immer nur Reizvorgänge unterhalb des Maximums im Auge gehabt, mit dessen Erreichung die bisherige Relation zwischen Reiz und Reizwirkung sich in allen Fällen ändern muss. Eine Reizhöhe, über die hinaus weitere Steigerung des Reizes die Thätigkeit nicht erhöht, ergiebt sich als physiologische Nothwendigkeit, denn jede Thätigkeit des Organismus kann nur bis zu einer gewissen endlichen Intensität getrieben werden. Freilich ist denkbar, dass diese bei der größten überhaupt möglichen Reizsteigerung noch nicht erreicht ist, was z. B. bei dem durch die Feuchtigkeitsdifferenz der Luft bedingten Hydrotropismus vielleicht zutreffen könnte. In den meisten Funktionen wird die Abhängigkeit von äußeren Verhältnissen durch eine Curve dargestellt, die nach Erreichung

1) Die bezügliche Literatur vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiol. Bd. 1. p. 375.

2) Reinke, Bot. Ztg. 1883. p. 716. Andere Beobachtungen Pfeffer, l. c. p. 208.

3) Es gilt dieses auch für die mit dem Reiz proportionale Steigerung der Muskelzuckung, die als Argument verwandt wurde, um Proportionalität zwischen Reiz und Nervenprozess wahrscheinlich zu machen. Vgl. Wundt, Grundzüge d. physiol. Psychologie 1874. p. 284.

4) Aus Wiesner's Arbeit, Die heliotr. Erscheinungen 1878. Bd. 1. p. 37 ist hinsichtlich des Heliotropismus nichts bestimmtes in unserer Frage zu entnehmen. Ebenso nicht für Schwärmsporen aus Strasburger's mehrfach citirter Arbeit.

5) Pfeffer, Pflanzenphysiol. Bd. 2. p. 334.

eines Höhepunktes, dem Optimum der Pflanzenphysiologie, wieder abfällt[1]). Diese Beziehungen können wir aber nicht mit Sachs[2]) als ein fundamentales Gesetz der Physiologie ansprechen, da thatsächlich die Kohlensäurezersetzung und wahrscheinlich auch die Abhängigkeit der Athmung von der Temperatur einen Abfall der Curve, nach Erreichung des Maximums, nicht bieten[3]), empirische Erfahrungen aber um so mehr allein entscheiden können, als ein solches Optimum nicht als eine physiologische Nothwendigkeit postulirt werden kann.

Werfen wir nun noch einen Rückblick auf die wesentlichsten, für die Samenfäden der Farne erhaltenen Resultate. Als spezifisches Reizmittel dieser lernten wir die Äpfelsäure kennen, welche in schon sehr kleiner Menge eine locomotorische Richtungsbewegung, aber nur durch Concentrationsdifferenz veranlasst, also durch einen einseitig bevorzugten Angriff, welcher die Reizursache auch im Geotropismus, Heliotropismus, Hydrotropismus, gewissen Contactreizen u. s. w. ist.

Aber auch in homogener Lösung von Äpfelsäure, in welcher die Samenfäden wie in Wasser nach allen Richtungen hin sich bewegen, versetzt jener Stoff die Spermatozoiden in einen Reizzustand, der zwar ihre Lebensdauer nicht beeinflusst, sich aber in ihrer Reaktionsfähigkeit kund giebt, nämlich darin, dass sie nun erst auf eine absolut höhere Concentrationsdifferenz der Äpfelsäure reagiren. Und zwar entspricht dieses Verhältniss zwischen Größe des Reizes und der Reaktion dem Weber'schen Gesetze, d. h. um eine Reizwirkung zu erzielen, muss der schon bestehende Reiz immer um eine gleiche relative Größe gesteigert werden. Es gilt dieses aber naturgemäß nur, so lange die Äpfelsäure eine gewisse maximale Concentration nicht überschreitet.

Der Reizerfolg besteht darin, dass die Hauptachse des Samenfadens in bestimmter Weise gerichtet wird und dieser demgemäß durch seine ohnehin thätige Bewegung einem bestimmten Ziele zusteuert, ohne dass seine fortschreitende Bewegung merklich beschleunigt wird (p. 374). Durch die Reizwirkung wird stets der Samenfaden so gerichtet, dass sein in der Bewegung voraus gehendes vorderes Ende nach der concentrirteren Äpfelsäure hinschaut, nach der hin also der Samenfaden steuert. Nach dieser Achsenrichtung, durch welche die Gleichgewichtslage gegenüber dem Richtungsreize der Äpfelsäure erreicht ist, fällt also die Achse des Samenfadens

---

1) Thatsächliches z. B. in meiner Pflanzenphysiologie Bd. 2. p. 119, 335, 368, 385 u. s. w. Neueres über ein Optimum der Partiärpressung des O liefern die mehrfach citirten Arbeiten von Engelmann; ferner Wieler, Unters. a. d. bot. Institut in Tübingen 1883. p. 189.

2) Vorlesungen über Pflanzenphysiol. 1882. p. 233.

3) Ich sehe hier natürlich ab von dem Stillstand der Thätigkeit mit erreichter Tödtung.

mit der Diffusionsrichtung zusammen und steht senkrecht auf den Curven gleicher Concentration in der Diffusionszone. In dieser Gleichgewichtslage befindet sich das vordere Ende des Samenfadens in der concentrirtesten, das hintere Ende in der verdünntesten Äpfelsäure, während in einem zur Hauptachse senkrechten Querschnitt der Samenfaden von Äpfelsäure gleicher Concentration umgeben ist. Wird also der Samenfaden aus dieser Lage verschoben, so tritt eine Reizwirkung ein, welche ihn in die Gleichgewichtslage zurückführt.

Während der Ausführung solcher Reizstellungen bewahrt der schraubenzieherförmige Körper des Samenfadens unverändert seine Gestalt und es muss also die Wendung durch eine entsprechend modificirte Thätigkeit der Wimpern ausgeführt werden, die ja überhaupt alle Bewegung bewirken (p. 374). Versuche, in denen ich festhängende Samenfäden durch einseitigen Zutritt von Äpfelsäure reizte, um zu sehen, ob dann etwa an den Wimpern eine Änderung in Richtung oder Thätigkeit zu bemerken sei, führten zu keinem entscheidenden Resultat.

Eine tiefere Einsicht in den Reizungsvorgang ist noch nicht gewonnen und es muss auch unentschieden bleiben, ob der ganze Samenfaden oder ob einzelne Theile dieses gegen Äpfelsäure sensibel sind. Da die Wimpern die Organe sind, welche die Reizbewegung ausführen, so wird damit nahe gelegt, aber nicht erwiesen der Gedanke, die Wimpern dürften auch die sensiblen Organe sein, und das gewinnt etwas an Wahrscheinlichkeit dadurch, dass die Wimpern in der That durch Contact reizbar sind

Ganz unentschieden ist auch noch, wie und warum die Äpfelsäure eine spezifische Reizwirkung ausübt. Sichtbare Vorgänge im Samenfaden als Folge der Reizwirkung von Äpfelsäure waren nicht aufzufinden, und so ist auch nicht erwiesen, ob, was ja wahrscheinlich ist, Äpfelsäure in den Körper des Samenfadens aufgenommen wird, oder nur im Contact mit diesem durch eine spezifische moleculare Wirkung reizend wirkt. Übrigens ist die Äpfelsäure ein spezifisches Reizmittel der Samenfäden der Farne, während andere Samenfäden sich indifferent gegen Äpfelsäure verhalten. Damit ist auch gezeigt, dass die Äpfelsäure kein allgemeines Reizmittel des Protoplasmaorganismus ist, und es mag nur beiläufig bemerkt werden, dass keine Änderung der Strömungsbewegung und überhaupt in dem Protoplasma der Staubfadenhaare von Tradescantia virginica zu bemerken war, als das umgebende Wasser durch eine Flüssigkeit ersetzt wurde, welche 0.1 Proz. Äpfelsäure als Natronsalz enthielt.

6. Methodisches.

Nachdem die Wirkung der Äpfelsäure auf Samenfäden der Farne dargelegt wurde, ist es endlich auch am Platze, den methodischen Gang der Untersuchung zu zeigen, der mich jenen Körper als spezifisches Reizmittel

der Samenfäden kennen lehrte. Bei dieser Gelegenheit werden wir auch die geprüften, als indifferent befundenen Stoffe namhaft machen.

Die anziehende Wirkung des aus dem Archegonium der Farne entleerten Schleimes veranlasste mich, zunächst zu prüfen, ob die Samenfäden auch von dem austretenden Inhalt anderer Pflanzenzellen angezogen werden. Ich nahm zu dem Ende Brennhaare von Urtica dioica und schob sie zu schwärmenden Samenfäden, nachdem die Spitze des Haares soeben gekappt war. Sofort eilten die Samenfäden massenhaft nach dem austretenden Inhalt, der indess, dauernd hervorquellend und die Mündung verstopfend, ein Eindringen in das Innere des Haares der Regel nach nicht gestattete. Solches Eindringen trat indess reichlichst ein, als ich größere Haare des Blattes von Heracleum sphondylium nach dem Abschneiden der Spitze zu Samenfäden brachte. Die Samenfäden schwärmten in dieses einzellige Haar in ähnlicher Weise, wie es für die mit Äpfelsäurelösung gefüllte Glascapillare beschrieben wurde, und ich sah wohl über 300 Samenfäden sich im Haare ansammeln. Sperrten im Innern des Haares aus dem Protoplasma entstandene Vacuolen das weitere Vordringen, so prallten die Samenfäden gegen diese immer und immer wieder an und einmal sah ich, wie bei solchem Anprall der Samenfaden den schon ganz dünn gewordenen Plasmabeleg um die Vacuole durchbrach.

Auch die Haare von Reseda odorata und Heliotropium peruvianum bewirkten eine mehr oder weniger energische Anziehung von Samenfäden. Ebenso wurden Schnitte aus dem Stengel von Momordica elaterium und einiger andern Pflanzen zum Anziehungscentrum für Spermatozoiden.

Schon hiernach durfte ich schließen, dass das anziehende Agens, dem lebenden Protoplasma entrissen, noch fortbesteht, und ich fand dieses noch durch den positiven Erfolg bestätigt, als ich den aus zerstampften Blättern und Stengeln von Momordica elaterium ausgepressten Saft in eine Glascapillare füllte und nun in diese Samenfäden in Menge einschwärmen sah.

Indem ich darauf die anziehende Wirkung des in eine Glascapillare gefüllten Decocts von Momordica constatirte, gewann ich die Gewissheit, dass ein durch Kochen nicht zerstörbarer Stoff als Reizmittel auf die Samenfäden wirken müsse. Weiter erfuhr ich, dass es sich hier um einen im Pflanzenreich sehr verbreiteten Stoff oder ein sehr verbreitetes Stoffgemisch handeln müsse, da die gleiche anziehende Wirkung Decocten verschiedener Pflanzen zukam, so den Abkochungen von Grasblättern, Georginenknollen, Kohlrabi, Wurzeln der Rothtanne.

Abdampfen des Grasdecoctes belehrte mich durch die unveränderte Wirksamkeit des aufgelösten Extractes, dass die wirksame Materie nicht flüchtig war, und dem entsprechend verhielten sich auch die Samenfäden indifferent gegen das mit Hilfe von Wasserdämpfen aus Grasblättern gewonnene Destillat. Ferner musste die wirksame Materie organischer Natur sein, da die Asche von Grasextract nach Neutralisiren mit Salpetersäure

keine Reizwirkung auf die Samenfäden ausübte, auch nicht, wenn noch etwas Ammoniumnitrat zugesetzt wurde.

Durch meine nächsten Versuche suchte ich nun Gewissheit zu erlangen, ob die Reizung durch ein Stoffgemisch oder einen einzelnen Stoff bewirkt werde. Nachdem sich gezeigt, dass sowohl der alkoholische Auszug des Grasextractes, als auch der in Alcohol ungelöste Rest, nicht aber der ätherische Auszug jenes anziehend auf die Samenfäden wirkte, betrat ich noch einen anderen Weg zur Erhellung der obigen Frage. Grasdecoct wurde, um Phosphate u. s. w. zu entfernen, mit einem Überschuss von Barytwasser gefällt und nach Entfernung des Bariumhydroxyds durch Einleiten von Kohlensäure und darauf folgendem Aufkochen die Wirksamkeit des Filtrates constatirt. Dieses wurde nach Einengung auf kleineres Volumen mit Bleiacetat gefällt, der so erhaltene Niederschlag mit Schwefelwasserstoff zersetzt und die gewonnene saure Lösung mit Calciumcarbonat neutralisirt. Diese Lösung erwies sich als ein sehr wirksames Reizmittel auf die Samenfäden, welche freilich auch noch vom Filtrate des Bleiniederschlags angezogen wurden, doch viel schwächer, wie vergleichende Versuche nach Verdünnung beider Flüssigkeiten auf gleiches Volumen ergaben.

Jedenfalls war hiernach die Reizwirkung nicht an ein bestimmtes Stoffgemisch gekettet, und ließ sich auch noch nicht sagen, ob nur ein einzelner oder einige Stoffe spezifische Reize auf Samenfäden ausübten, so war es doch aus verschiedenen Erwägungen höchst wahrscheinlich, dass es sich nur um einen einzelnen Stoff drehe, der durch Bleiacetat nicht absolut ausgefällt war. Diese Auffassung wurde noch wahrscheinlicher dadurch, dass die aus dem Bleiniederschlag gewonnene Masse noch in ungeheurer Verdünnung Samenfäden in die Capillare lockte.

Anstatt die weitere Isolirung dieses Körpers aus Pflanzen zu versuchen, schien es einfacher, nunmehr zu prüfen, ob nicht in Stoffgemischen bekannter Zusammensetzung sich das Reizmittel der Samenfäden fände. Da ich diesen Weg mit Erfolg einschlug, so unterlasse ich hier darzulegen, auf welche verbreiteten Pflanzenstoffe sich nach den oben mitgetheilten Erfahrungen die Aufmerksamkeit wenden musste und dass unter diesen auch Äpfelsäure in Betracht kam.

Zunächst stellte ich Gemische her, in denen in erster Linie verbreitetere Pflanzenstoffe berücksichtigt waren, um dann, sollte sich das Gemisch als wirksam erweisen, das Reizmittel näher zu ermitteln.

Gemisch I enthielt je 0.05 bis 0.15 Proz. von folgenden organischen Säuren, und zwar in der Form von Kali, Ammoniak oder Natronsalzen: Oxalsäure, Weinsäure, Citronensäure, Ameisensäure, Bernsteinsäure, Valeriansäure, Milchsäure, Äpfelsäure, Buttersäure, Capronsäure, Propionsäure, Essigsäure.

In Gemisch II befanden sich je 0.2 bis 0.5 Proz. folgender Kohlehydrate:

Rohrzucker, Traubenzucker, Fruchtzucker, arabisches Gummi, Dextrin, Dulcit, Inosit, Glycogen, Mannit, Milchzucker.

Gemisch III enthielt von folgenden Körpern je 0.2 bis 0.6 Proz.: Asparagin, Leucin, Tyrosin, Alanin, Glutaminsäure, Glycolsäure.

Bei Anwendung von Gemisch I schwärmten die Samenfäden sogleich massenhaft in die Capillare, während sich dieselben vollständig indifferent gegen die Gemische II und III verhielten. Bei Einzelprüfung der in Gemisch I vereinigten Körper erwies sich allein die Äpfelsäure wirksam und dem entsprechend wirkte auf Samenfäden gar nicht ein Gemisch, das mit denselben Stoffen wie I, jedoch unter Weglassung der Äpfelsäure, dargestellt war.

Die Äpfelsäure war somit als ein spezifisches Reizmittel der Samenfäden der Farne erkannt. Da die Äpfelsäure jedenfalls eine der verbreitetsten Säuren im Pflanzenreiche ist[1]), kann es nicht wunder nehmen, dass die Decocte der verschiedensten Pflanzen anziehend auf Samenfäden wirkten.

In der Folgezeit habe ich nur noch die bei der trockenen Destillation der Äpfelsäure entstehende Maleinsäure, welche soweit bekannt im Pflanzenreich nicht vorkommt, als ein Reizmittel der Samenfäden kennen gelernt. Ein solches ist aber nicht die gleichfalls beim Erhitzen der Äpfelsäure entstehende Fumarsäure, und indifferent fand ich auch Asparagin, das Amid der Äpfelsäure, sowie die Asparaginsäure. Diese Erfahrungen genügen, um zu zeigen, dass wenigstens verwandte chemische Struktur nicht schlechthin es bedingt, dass ein Körper ein der Äpfelsäure analoges Reizmittel ist. Wie sich die Ester und andere Derivate der Äpfelsäure verhalten, habe ich nicht geprüft, da mir zu dieser Frage von geringerem physiologischen Interesse das Material nicht zur Verfügung stand. Auch konnte ich nicht entscheiden, ob die auf verschiedene Weise entstehende, optisch inaktive Äpfelsäure[2]) als Reizmittel auf die Samenfäden wirkt. Die aus Asparagin künstlich dargestellte, optisch aktive Äpfelsäure verhielt sich ebenso wie die natürlich vorkommende Äpfelsäure.

Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass noch irgend ein anderer Stoff als Reizmittel der Samenfäden von Farnkräutern erkannt wird, doch verhalten sich wenigstens die übrigen verbreiteten Pflanzenstoffe indifferent. Es ergiebt sich dieses aus den Erfahrungen mit den schon genannten Mischungen und aus der Prüfung der jetzt noch zu nennenden Stoffe, unter denen übrigens auch solche sich finden, die im Pflanzenreich vereinzelt oder vielleicht gar nicht vorkommen. Folgende Körper übten sämmtlich nicht die geringste anziehende Wirkung auf Samenfäden der Farne aus: Hühnereiweiß; mit etwas Natronphosphat gelöstes Legumin; Gelatine;

1) Vgl. Husemann, Die Pflanzenstoffe 1882. 2. Aufl. p. 195.

2) Vgl. z. B. Beilstein, Handbuch d. organ. Chemie 1881. p. 644.

Pepton für sich und im Vereine mit Zucker und anorganischer Nährlösung; Diastase; Pepsin; Traubensäure; Asparaginsäure; Aconitsäure; Gerbsäure; Glycyrrhizin; Salicin; Äsculin; Berberin; Trimethylamin; Wasser, das mit Campher, Anisöl und Citronenöl geschüttelt war; endlich Fleischextrakt, welches von organischen Stoffen u. a. enthält Kreatin, Kreatinin, Sarkin, Xanthin, Carnin, Inosinsäure, Fleischmilchsäure.

Wo immer Pflanzentheile eine Anziehung auf Samenfäden der Farne ausüben, dürfen wir also mit einer an Gewissheit grenzenden Wahrscheinlichkeit auf die Existenz von Äpfelsäure schließen und so lässt sich diese Reizwirkung als Reagens auf Äpfelsäure verwenden. Unter Umständen lässt sich sogar eine annähernde quantitative Bestimmung der Äpfelsäure erreichen, indem man eine Flüssigkeit so weit verdünnt, dass eine eben merkliche Anziehung besteht, was, sofern keine Störungen eingreifen, für die von mir verwandten Samenfäden bei einem Gehalt von 0.001 Proz. Äpfelsäure erreicht ist, gleichviel ob diese im freien Zustand oder als Salz vorhanden ist. Nach dieser Methode geprüft, würde ein von mir dargestelltes getrocknetes Grasextrakt 0.4 Proz. seines Gewichtes an Äpfelsäure enthalten, da die Reizschwelle eben überschritten war, als in der Capillarflüssigkeit 0.25 Proz. dieses Grasextraktes gelöst enthalten waren. In diesem Falle dürfte aber in der Capillarflüssigkeit eher etwas mehr als 0.001 Proz. Äpfelsäure vorhanden gewesen sein, da bei dieser Concentration wohl schon eine geringe abstoßende Wirkung durch die übrigen Stoffe im Grasextrakt erzielt werden mag.

Annähernd lässt sich auch der Äpfelsäuregehalt in der aus verletzten Pflanzenzellen u. s. w. austretenden Flüssigkeit ermitteln, indem man bestimmt, welchen Gehalt an Äpfelsäure das umgebende Medium haben muss, damit eben noch merkliche Anziehung auf Samenfäden der Farne stattfindet, und beachtet, dass dieses in den Versuchen mit Glascapillaren erreicht war, wenn deren Inhalt 30 mal mehr Äpfelsäure enthielt, als die Außenflüssigkeit. Von dieser auf die Unterschiedsschwelle des Reizes basirten Methode ist in folgendem Abschnitt Gebrauch gemacht, um den Gehalt an Äpfelsäure im Halskanal des Archegoniums zu ermitteln.

Die Äpfelsäure in Pflanzentheilen wird durch die mehr oder weniger auffällige Anziehung auf Samenfäden bemerklich, welche aber nur verletzte Zellen ausüben, da die Äpfelsäure aus lebenden Zellen nicht diosmirt. Ich habe mich hiervon an Fäden von Spirogyra überzeugt, sowie an Haaren von Urtica dioica, die nach sorgfältigem Auswaschen des anhängenden, durch den Schnitt verletzten Gewebes benutzt wurden. Um diese Objekte schwärmten dann die Samenfäden ganz indifferent, wurden aber sofort angezogen, sobald die Zelle geknickt oder durch Einschneiden verletzt war. Hiermit ist zugleich die Methode gekennzeichnet, die ich zum Nachweis der Äpfelsäure in Pflanzen anwandte. Haare, Algenfäden u. s. w. behandelte ich in der eben beschriebenen Weise, aus Geweben nahm ich nicht

zu dünne Schnitte, brachte diese nach gutem Auswaschen zu den Samenfäden, stellte dann durch Einschneiden senkrecht zur Schnittfläche einen Spalt in dem Gewebe her, legte sofort ein Deckglas auf und beobachtete den Erfolg. Die angezogenen Samenfäden steuern dann zwar nach dem ganzen Schnitte, vornehmlich aber nach dem Spalt, in welchem sich die aus den verletzten Zellen hervorgetretene Flüssigkeit anhäuft, um weiter zu diffundiren.

Außer in den schon genannten Pflanzen (p. 410) fand ich auf diesem Wege in allen geprüften Pflanzen und Pflanzentheilen Äpfelsäure, und zwar war die Anziehung auf Samenfäden je nach dem Objekte sehr verschieden stark, doch unzweifelhaft, bis auf Vaucheria terrestris, deren austretender Zellinhalt eine so schwache Anziehung ausübte, dass ich von der Existenz dieser erst nach wiederholter Untersuchung überzeugt wurde. In dieser Pflanze ist also die Äpfelsäure in einer den Schwellenwerth des Reizes nicht wesentlich übersteigenden Concentration enthalten, während sie zumeist reichlicher sich findet und vielfach, wie in den Haaren von Urtica, der intensiven Anziehung nach, in ziemlicher Menge vorhanden ist.

Geprüft auf Äpfelsäure wurden in der besagten Weise überhaupt folgende Pflanzen: Blätter und Stengel von Momordica elaterium, Urtica dioica, Elodea canadensis, Dactylis glomerata, und der Keimpflanzen von Vicia faba, Pisum sativum, Helianthus annuus; Kohlrabi, Georginenknollen, Wurzeln der Rothtanne und der Keimpflanzen von Vicia faba und Helianthus annuus; Haare von Urtica dioica, Heracleum sphondylium, Reseda odorata, Heliotropium peruvianum; Wurzelhaare von Trianea bogotensis; Blätter und Stengel von Aspidium filix mas, sowie Prothallien von verschiedenen Farnen; Blätter und Stengel von Funaria hygrometrica und Hypnum purum; Chara fragilis; Spirogyra sp.; Cladophora sp.; Vaucheria terrestris; Penicillium glaucum und Agaricus campestris, die beide nur wenig Äpfelsäure enthalten.

Übereinstimmend mit den makrochemischen Erfahrungen lernen wir also die Äpfelsäure als ein ganz allgemein verbreitetes Produkt des vegetabilischen Stoffwechsels kennen, das sich in ungleicher Menge in verschiedenen Pflanzen bildet. Mit Hilfe unseres physiologischen Reagens lässt sich dann noch näher nachweisen, dass die Äpfelsäure in allen Organen der Pflanze enthalten ist. In Elodea canadensis, sowie in Keimpflanzen von Vicia faba fand ich Äpfelsäure sowohl in älteren Stengel- und Wurzeltheilen, als auch, anscheinend ebenso reichlich, in Schnitten aus dem Vegetationspunkt des Stengels und der Wurzel, sowie in eben erst angelegten Blättern. Ebenso enthalten bei Cladophora Scheitelzelle und ältere Gliedzellen des Fadens Äpfelsäure.

7. Einschwärmen der Samenfäden in das Archegonium.

Hofmeister [1]) constatirte das Eindringen der Samenfäden in das geöffnete Archegonium und in die Eizelle, ohne indess die anziehende Wirkung zu entdecken, welche der aus dem geöffneten Archegonium entleerte Schleim auf die Samenfäden der Farne ausübt. Diese Anziehungswirkung stellte Strasburger [2]) fest, welcher auch im näheren das Eindringen der Samenfäden in den Hals des Archegoniums und in die Eizelle verfolgte. Den thatsächlichen Beobachtungen dieses Forschers habe ich nichts von Bedeutung hinzuzufügen und meine Aufgabe besteht hier darin, auf Grund der mitgetheilten Untersuchungen dieses Phänomen in causaler Hinsicht zu beleuchten.

Meine eigenen Beobachtungen stellte ich mit Prothallien von Ceratopteris thalictroides, Pteris serrulata und Adiantum capillus veneris an, von denen die beiden zuerst genannten Pflanzen auch Strasburger als Untersuchungsobjekte dienten. Wie schon dieser bemerkt, ist bei Pteris (ebenso bei Adiantum) das Einschwärmen in den Hals des Archegoniums besser zu sehen, während die Prothallien von Ceratopteris, der Stellung der Archegonien und ihrer Durchsichtigkeit halber, besser gestatten, das Eindringen der Samenfäden in die Eizelle, und zwar ohne eine Verletzung des Prothalliums, zu verfolgen.

Da es mir nicht darauf ankam, die Eizelle nach geschehener Befruchtung sich fortentwickeln zu lassen, verfolgte ich das Einschwärmen der Samenfäden in den Halskanal entweder an Prothallien, die längs der Mittelrippe so gefaltet und unter Deckglas gebracht waren, dass der Hals eines geeigneten Archegoniums frei in der Gesichtsfeldebene lag, oder an Längsschnitten des Prothalliums, in welchen die Archegonien in gleicher Lage gesehen wurden. In beiden Fällen mussten die Objekte zunächst mit Wasser gut ausgewaschen werden, um die Äpfelsäure aus verletzten Zellen zu entfernen. Handelte es sich darum, Samenfäden desselben Prothalliums fern zu halten, so verwandte ich Schnitte, an denen allenfalls ansitzende Antheridien entfernt wurden. Nach dem Zulegen Antheridien tragender Prothallien anderer Farnkräuter lässt sich dann das Verhalten dieser Samenfäden gegen das sich öffnende Archegonium verfolgen.

Genügend entwickelte Archegonien öffnen sich in Wasser gebracht

1) Beiträge zur Kenntniss d. Gefäßkryptogamen in Abhandlg. d. Sächs. Ges. d. Wissenschaften 1857. B. 5. p. 605.

2) Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70. Bd. 7. p. 390. — Mercklin (Beobachtungen a. d. Prothallium der Farnkräuter 1850. p. 45) beobachtete wohl schon die Anziehung der Samenfäden durch geöffnete Archegonien und vereinzelt auch das Eindringen in diese, doch sind seine Beobachtungen mangelhaft und gewähren keine Garantie, dass nicht Irrthümer unterliefen. Nachweislich auf Täuschung beruht Leszczyc-Sumiński's Angabe über das Eindringen der Samenfäden, denn nach der Annahme dieses Forschers müssten die Samenfäden schon in noch unentwickelte Archegonien eindringen. (Zur Entwicklungsgeschichte der Farnkräuter 1848. p. 13.)

nach 10 bis 30 Minuten und man sieht es bei einiger Übung dem Objekte an, ob man auf Öffnen nach einiger Zeit zu rechnen hat. Indem ich im näheren auf Beschreibung und Abbildungen Strasburger's verweise, bemerke ich hier, dass endlich der Scheitel des Archegoniums aufreißt und ein Theil des trüben körnigen Inhaltes plötzlich mit einer gewissen Gewalt hervorschießt. Solche kleine Eruptionen können sich nach einiger Zeit noch ein oder zweimal wiederholen oder es quillt in der Folge gleichmäßiger und allmählich der Schleim hervor, der, außer der protoplasmatischen trüben Masse, aus einem zähen, quellenden, durchsichtigeren Schleime besteht, welcher durch Quellung der Wandungen des Halskanals seinen Ursprung nahm[1]). Dieser zähflüssige Schleim bleibt um die Mündung des Archegoniums (wenigstens bei Pteris und Adiantum) liegen, quillt allmählich noch weiter auf, löst sich indess zum guten Theil nicht, so dass noch nach Stunden schleimige Masse um die Öffnung des Archegoniums zu finden ist. Der körnige protoplasmatische Inhalt wird vakuolig und allmählich noch weiter desorganisirt.

Während an dem ungeöffneten Archegonium die Samenfäden indifferent vorbeischwammen, werden dieselben nach dem Öffnen in der Weise angezogen, wie es Strasburger beschrieben hat und wie es sich auch abspielt, wenn man zu den Samenfäden eine Glascapillare bringt, welche ziemlich dickflüssigen Traganthschleim und Äpfelsäure enthält. Die von ihrer Bahn abgelenkten Samenfäden steuern gegen den Schleim, umspielen diesen zum Theil erst kurze Zeit, eilen wohl auch einmal ganz fort, dringen aber zum guten Theil in den Schleim ein, der, nach der starken Verlangsamung der Bewegung zu schließen, recht zähflüssig sein muss.

So wenig wie beim Eindringen in eine Capillare ist das Verhalten aller Samenfäden beim Eindringen in das Archegonium identisch. Im allgemeinen geht aber ihr Streben nach der Öffnung des Archegoniums, in das sie eindringen, während sich ihr Körper zu steiler Spirale auszieht. Meist schon kurz zuvor oder auch erst im Augenblicke des Eindringens wird die am hinteren Ende mitgeführte Blase abgestreift, die somit nicht in die Eizelle gelangt[2]). Durch den schleimigen Inhalt des Halskanals sich durcharbeitend, gelangt dann der Samenfaden in den Bauch des Archegoniums, in welchem die abgerundete Eizelle genügenden Raum für etwas freiere Bewegung lässt. In der That ziehen sich die Windungen wieder zusammen und der auf seine frühere Gestalt zurückgekehrte Samenfaden zeigt zugleich durch seine lebhafteren Bewegungen an, dass die Eizelle von einer weniger schleimigen Flüssigkeit umgeben ist.

Auf solche Weise gelangen mehr und mehr Samenfäden in den Hals

1) Vgl. Janczewski, Bot. Ztg. 1872. p. 418.

2) Strasburger hat auf Grund dieser Beobachtung die irrige Annahme von Roze widerlegt, welcher diese Blase als den Träger des Befruchtungsstoffes ansehen wollte. Dass die Blase vermuthlich Reservestoffbehälter ist, wurde früher (p. 370) besprochen.

des Archegoniums, eine gewisse Zahl dringt bis in die Eizelle vor, andere bleiben im Halse des Archegoniums stecken, und indem das Nachdringen fortdauert, kann es dahin kommen, dass nicht nur im Kanal zahlreiche Spermatozoiden sich befinden, sondern dass auch noch ein ganzer Strauß derselben aus der Öffnung hervorragt, indem immer neue zwischen die schon eingekeilten Samenfäden sich schieben. Diese schon von STRASBURGER beschriebene Anhäufung habe ich oft bei Pteris und Adiantum eintreten sehen.

Nicht selten kommen aber auch einzelne Samenfäden, rückwärts sich bewegend, wieder aus dem Archegonium heraus. In dem Schleim vor diesem oder in dem umgebenden Wasser nehmen dann diese zum Theil ihre ursprüngliche Körperform wieder an, andere aber bleiben langgestreckt und gehen so zu Grunde. Letzteres thun, wie früher bemerkt (p. 394), augenscheinlich namentlich Samenfäden, welche ihrem Lebensende näher stehen.

Von weiteren Einzelheiten sehe ich ab und erwähne hier noch, dass sich im wesentlichen ähnlich, wie bei Verwendung einer Glascapillare mit Äpfelsäure, die Anziehungssphäre um das Archegonium allmählich erweitert. Dabei wird die Präcision des Einschwärmens geringer, kann aber kürzere Zeit nach Öffnen des Archegoniums durch Auswaschen mit Wasser wieder erhöht werden.

Die anziehende Wirkung der Schleimmasse erhellt aus dem Gesagten ohne weiteres und STRASBURGER hat auch gezeigt, dass diese Schleimmasse auch dann noch die Samenfäden anlockt, wenn sie von der Mündung des Archegoniums fortgerissen ist. Es lässt sich aber direkt darthun, dass nicht der Schleim als solcher, sondern ein in demselben enthaltener, leichter diffundirender Stoff das Reizmittel der Samenfäden ist. Als ich nämlich ein geöffnetes Archegonium in nicht zu wenig Wasser unter Deckglas ruhig verweilen ließ, übte jenes auf die nach 50 Minuten hinzukommenden Samenfäden keine Anziehung aus, dagegen war der gequollene Schleim auch jetzt noch um die Mündung des Archegoniums gelagert. In anderen Versuchen war schon nach 30 Minuten die anziehende Wirkung auf Samenfäden diesem Schleime verloren gegangen.

Lässt sich nun auch die Äpfelsäure in der aus dem geöffneten Archegonium hervortretenden Masse nicht nachweisen, so wird man diese doch mit einer an Gewissheit grenzenden Wahrscheinlichkeit als die Ursache der anziehenden Wirkung auf Samenfäden ansprechen dürfen. Bei der allgemeinen Verbreitung der Äpfelsäure im Pflanzenreich wird deren Vorhandensein in dem Archegonium um so wahrscheinlicher, und wenigstens in den Geschlechtsorgane tragenden Prothallien konnte ich diese Säure makrochemisch nachweisen. Das Decoct aus zahlreichen Prothallien von Pteris serrulata und Adiantum capillus veneris behandelte ich zu dem Ende mit Barythydrat und essigsaurem Blei in der früher (p. 411) beschriebenen Weise.

Nachdem der Bleiniederschlag mit Schwefelwasserstoff zersetzt und die freien Säuren mit Calciumcarbonat neutralisirt waren, wurde das Filtrat nochmals mit Bleiacetat gefällt und der ausgewaschene Niederschlag mit etwas Ammoniak behandelt. Das Zurückbleibende zeigte jetzt beim Kochen unter etwas Wasser das für äpfelsaures Blei charakteristische Zusammenfließen zu einer zähen klebrigen Masse.

Da ferner die Äpfelsäure der einzige unter den verbreiteten Pflanzenstoffen ist, welcher auf Samenfäden die anziehende Reizwirkung ausübt, so wird wahrscheinlichst diese Reizwirkung durch den aus dem Archegonium entleerten Inhalt nur durch Äpfelsäure ausgeübt werden. Jedenfalls liegt kein Grund vor zu der Annahme, es möchte neben der Äpfelsäure in dem aus dem Archegonium entleerten Schleime noch ein anderer wenig verbreiteter Pflanzenstoff sich finden, der eine analoge Reizwirkung auf die Samenfäden der Farne ausübt. Direkt widerlegen lässt sich freilich eine solche Möglichkeit nicht, und dass auch seltenere Pflanzenstoffe als spezifische Reizmittel zur Anlockung der Samenfäden in die Archegonien dienstbar gemacht sind, werden wir für die freilich gegen Äpfelsäure unempfindlichen Samenfäden von Marsilia und von Lebermoosen erfahren.

Wie dem aber auch sei, jedenfalls handelt es sich im entleerten Inhalt der Archegonien um einen der Äpfelsäure analog wirkenden Körper. Denn liegen die sich öffnenden Archegonien in der Lösung eines äpfelsauren Salzes genügender Concentration, so wirkt der austretende Schleim in keiner Weise anziehend auf die Samenfäden der Farne, so wie es ja die in einer Glascapillare zugeschobene Äpfelsäurelösung nicht thut, wenn sie nicht mindestens 30 mal mehr Äpfelsäure als die umgebende Flüssigkeit enthält.

Unter der Voraussetzung, dass im Archegonium das wirksame Reizmittel nur Äpfelsäure ist, lässt sich der prozentische Gehalt dieser in dem Archegoniumhalse annähernd bestimmen, indem man ermittelt, bei welchem Äpfelsäuregehalt der Außenflüssigkeit das sich öffnende Archegonium eine eben noch merkliche Anziehung auf die Samenfäden ausübt. Dieses traf in 4 Versuchen, in welchen Archegonien von Adiantum capillus veneris und Samenfäden von Adiantum cuneatum benutzt wurden, übereinstimmend zu, wenn in der Außenflüssigkeit sich 0.01 Proz. Äpfelsäure als Natronsalz befanden. Enthielt die Außenflüssigkeit 0.001 Proz. Äpfelsäure, so erfuhren die Samenfäden eine noch recht ansehnliche Anziehung durch den aus dem Halse des Archegoniums entleerten Inhalt, während dieser gar keine Wirkung auf die vorbeisteuernden Samenfäden ausübte, als diese in einer 0.04 Proz. Äpfelsäure enthaltenden Flüssigkeit schwammen. Somit wird der Äpfelsäuregehalt im Archegonium annähernd 0.3 Proz. betragen. Dabei ist übrigens die Säure entweder ganz oder zum größten Theil an Basen gebunden, da eine saure Reaktion des Inhalts eines Archegoniums von Adiantum capillus veneris nicht sicher zu beobachten war, als die Öffnung eines in verdünnter Lakmustinktur liegenden Archegoniums verfolgt wurde.

Der Äpfelsäuregehalt im Archegonium ist hiernach noch nicht so hoch wie in manchen anderen Pflanzentheilen. Denn Winckler erhielt aus 100 Theilen Vogelbeeren $4^1/_2$ Theile äpfelsaures Blei, und Stengel mit Blättern von Rheum palmatum und undulatum lieferten $3^1/_2$ Proz. sauer äpfelsaures Kalium, ohne dass die gesammte Menge an Äpfelsäure gewonnen worden wäre [1].

In den eben besprochenen Experimenten kamen ein Längsschnitt aus dem Prothallium von Adiantum capillus veneris, der ein geeignetes Archegonium trug, und Antheridien führende kleine Prothallien von Adiantum cuneatum unter Deckglas, wurden dann mit der als Außenflüssigkeit bestimmten Lösung von äpfelsaurem Natron sorgfältigst ausgewaschen und, um Concentrationsänderungen der umgebenden Flüssigkeit zu vermeiden, während der Beobachtung in einer Feuchtkammer gehalten. Einen Beweis, dass nur Äpfelsäure das wirksame Reizmittel sein könne, erbringen diese Experimente nicht, da, wie die früher (p. 399) mitgetheilten Erfahrungen mit Maleinsäure lehren, die Unterschiedsempfindlichkeit der Samenfäden gegen Äpfelsäure auch von einem dieser analog wirkenden Stoffe beeinflusst wird.

Die speziell die Samenfäden von Marsilia und Marchantia in die Archegonien dieser Pflanzen lockenden Stoffe sind übrigens im Halskanal des Archegoniums der Farne nicht enthalten, da der entleerte Inhalt dieses letzteren nicht die geringste anziehende Wirkung auf die vorgenannten Samenfäden ausübt. Dagegen werden die gegen Äpfelsäure empfindlichen Spermatozoiden von Selaginella durch den aus dem Halskanal eines Farn-Archegoniums austretenden Inhalt sehr energisch angezogen. Wenn um diesen sich auch bis zu einem gewissen Grade Bacterium termo sammelt, so ist dieses darin begründet, dass Bacterien sich allgemein nach geeignetem Nährmaterial hinbewegen. Das indifferente Verhalten der Samenfäden von Marsilia und Marchantia, und der in der Nähe des Archegoniums liegenden todten Körperchen beweist zugleich, dass die Anziehung nicht von Strudeln oder irgend welchen mechanischen Wasserbewegungen abhängt.

Übt nun auch der Schleim selbst keine anziehende Wirkung auf die Samenfäden aus, so begünstigt er doch das Eindringen dieser in den Halskanal des Archegoniums aus gleichen Gründen wie deren Eindringen in enge Glascapillaren. Hinsichtlich letzterer ist früher (vgl. p. 390) mitgetheilt, dass die langsamer herantretenden Samenfäden nicht so leicht beim Anstoßen an den Rand der Öffnung abprallen, wie die schnell heranschießenden, und dass die im Schleim vertheilte Äpfelsäure, so wie dieser selbst, durch leichtere Wasserströmungen nicht so leicht mechanisch fortgespült wird.

Die Öffnung des Archegoniumhalses ist zwar eng, höchstens 12 Mikromm

1) Vgl. Husemann, Die Pflanzenstoffe 1882. 2. Aufl. p. 197.

weit, doch im übrigen vortheilhafter für das Eindringen der Samenfäden als die Öffnung von Glascapillaren. Denn statt des scharfkantigen Randes dieser ist die Öffnung des Archegoniums abgerundet und ihre trichterförmige Erweiterung nach außen begünstigt natürlich, dass die Samenfäden in den Halskanal gelenkt werden. In diesem wird ferner den Samenfäden dauernd Sauerstoff zugeführt, der, selbst wenn die assimilatorische Thätigkeit der grünen Zellen stille steht, doch diosmotisch seinen Weg zum Kanale findet, und hiernach allein schon ist verständlich, warum die Samenfäden im Archegonium länger als in einer Glascapillare mit impermeabler Seitenwand am Leben bleiben.

Schon vorhin ist bemerkt, dass der Schleim vor und in dem Halse des Archegoniums, der verlangsamten Bewegung nach zu urtheilen, mechanische Widerstände wie dickflüssiger Traganthschleim bietet, dass in der Centralzelle aber offenbar nur verdünnterer Schleim sich findet, weil in dieser angelangt sich die Samenfäden wieder flinker bewegen. Offenbar hängt dieses damit zusammen, dass das diosmotisch hereintretende Wasser, wie es die Ursache des länger fortdauernden langsamen Hervortretens von Schleim aus dem Archegonium ist, in diesem und insbesondere im unteren Theile dieses eine mehr und mehr verdünnte Lösung herstellt.

Der vor dem geöffneten Archegonium liegende Schleim ist entschieden klebriger als der Traganthschleim und hiermit, d. h. weil die mitgeschleppte Blase fester gehalten wird, dürfte es wohl zusammenhängen, dass diese Blase im Schleim des Archegoniums gewöhnlich, im Traganthschleim aber nur ausnahmsweise abgestreift wird. Sobald aber dieses stärkere Festhalten der Blase zugegeben wird, erklärt es sich weiter, warum die nach der concentrirteren Äpfelsäurelösung in der Öffnung des Archegoniums strebenden Samenfäden, während dieses Strebens sich von der Blase loszureißen, ihren Körper durchgehends auffällig strecken. Um auch die Präcision, mit der dieses geschieht, zu erklären, scheint also eine günstige physikalische Beschaffenheit des aus dem Archegonium tretenden Schleimes ausreichend und wir werden nicht zu der Annahme einer anderweitigen spezifischen Wirkung dieses Schleimes genöthigt, um zu erklären, warum Abstreifen der Blase und Körperstreckung der Samenfäden in diesem Schleime präciser vor sich gehen, als an den in Traganthschleim, Gummischleim oder in genügend weiche Gelatine eindringenden Samenfäden.

Ebenso ist es keine den Archegonien allein zukommende Erscheinung dass, besonders wenn zahlreiche Samenfäden eindringen, einzelne dieser, sich rückwärts bewegend, heraustreten. Dasselbe habe ich nämlich vereinzelt auch an Samenfäden beobachtet, die in enge Intercellularräume pflanzlicher Gewebe eingedrungen waren (vgl. auch p. 394), und es ist begreiflich, dass es um so häufiger vorkommt, je mehr Samenfäden sich in einen engen Kanal zusammendrängen.

Nicht weiter wurde bis dahin das Eindringen des Samenfadens in die

Eizelle ins Auge gefasst, das ich ganz so sich abspielen sah, wie es Strasburger[1]) beschreibt. Die Prothallien von Ceratopteris thalictroides sind genügend durchsichtig, um ohne jede weitere Präparation den Vorgang in der Centralzelle verfolgen zu können. Gelangt ein einzelner Samenfaden in die Centralzelle, so bleibt dieser sogleich oder nach einigem Herumschwärmen an dem hyalinen Empfängnissfleck der Eizelle haften und dringt, sich um seine Achse drehend, langsam in die Eizelle ein, kommt zur Ruhe und wird mehr und mehr undeutlich. Nach Strasburger gelangt immer nur ein Samenfaden in die Eizelle, die anderen in die Centralzelle eingedrungenen spielen um dei Eizelle herum, bis sie zu Grunde gehen, sofern sie nicht etwa wieder das Archegonium verlassen.

Die Beobachtung an der Eizelle macht durchaus den Eindruck, als ob der Empfängnissfleck jener eine anziehende Wirkung auf den Samenfaden ausübte, und das wäre ja der Fall, wenn an dieser Stelle eine genügende Menge Äpfelsäure diosmirte, um den schon von Äpfelsäurelösung umgebenen Samenfaden zu einer locomotorischen Richtungsbewegung zu reizen. Einen wirklichen Beweis für diese Annahme, welche ja die Wahrscheinlichkeit für sich hat, vermag ich zur Zeit nicht zu erbringen.

Um aber diesen Vorgang verständlich zu machen, sind die früher (p. 391) mitgetheilten Versuche mit äpfelsäurehaltiger Gelatine geeignet, welche uns zeigten, wie ein Samenfaden in diese sich einbohrt, sofern die physikalische Beschaffenheit der Gelatine es gestattet, an consistenterer Gelatine aber abprallt. Wir hätten uns dann den Empfängnissfleck als die weichere oder als die allein Äpfelsäure hindurchlassende Stelle zu denken, resp. beides vereint an diesem Fleck anzunehmen. Das fernere Eindringen von Samenfäden würde dann sistirt werden, sofern Hineinarbeiten des ersten Samenfadens zur Folge hätte, dass dieser Empfängnissfleck consistenter wird oder die Diosmose von Äpfelsäure aus ihm aufhört, die ja für gewöhnlich nicht aus lebenden Zellen ausgegeben wird. Es ist diese Annahme, welche eine thatsächlich mit der Befruchtung eintretende Veränderung in der Eizelle fordert, vorläufig eine Hypothese. Die in dieser angenommene Diosmose der Äpfelsäure aus der Eizelle hat aber wenigstens nichts Befremdliches an sich, da offenbar auch die Eizellen von Fucus einen die Samenfäden dieser Pflanze herbeilockenden Stoff ausscheiden, wie sich aus Beobachtungen Thuret's ergiebt, deren später gedacht werden soll.

Sowie die Äpfelsäure Reizmittel für die Samenfäden aller Farne ist, wirkt auch der aus dem Archegonium entleerte Schleim anziehend auf die Spermatozoiden nicht nur der eigenen Art, sondern auch anderer Arten von Farnkräutern. Die Beobachtung ergab ferner, dass auch die Samenfäden fremder Arten durchaus gut in den Hals des Archegoniums einschwärmten. So sah ich in das Archegonium von Pteris serrulata die Samenfäden von

1) L. c. p. 405.

Blechnum fraxineum und Adiantum cuneatum dringen, und ebenso drangen diese Samenfäden in das Archegonium von Adiantum capillus veneris und Ceratopteris thalictroides. Dabei arbeiteten sich die fremden Samenfäden bis in die Centralzelle durch; ob sie auch in die Eizelle eindrangen, habe ich nicht näher verfolgt.

So viel ist also gewiss, dass mechanische Einrichtungen nicht bestehen, welche das Eindringen von Samenfäden anderer Arten in das Archegonium eines Farnkrautes hindern. Dagegen gelangen die Samenfäden von Selaginella erythropus nicht in das Archegonium von Adiantum capillus veneris, obgleich der aus diesem entleerte Schleim sie energisch anzieht, weil ihre Bewegungskraft nicht ausreicht, um diesen Schleim zu durchdringen, in dem sie gleich nach dem Eintritt, oder nachdem sie eine kurze Wegstrecke zurückgelegt haben, an die Stelle gebannt liegen bleiben.

Wie unter normalen Vegetationsbedingungen die Befruchtung der Farne vermittelt wird, habe ich nicht näher verfolgt. Bekannt ist übrigens, wie häufig Wassertropfen, von Thau oder von Regen herrührend, der Unterseite des Prothalliums anhängen, und damit ist ja Gelegenheit zum Eindringen von Samenfäden in das Archegonium um so mehr gegeben, als namentlich dann Archegonien und Antheridien reichlicher sich öffnen, wenn sie nach vorausgegangener relativer Trockenheit in Wasser kommen.

III. Selaginella.

Die Samenfäden von Selaginella werden wie die der Farne durch Äpfelsäure und deren Salze zu locomotorischen Richtungsbewegungen veranlasst. Mein Untersuchungsmaterial bestand in Selaginella erythropus, deren Mikrosporen dicht auf Torf gesäet wurden und, bei hoher Wärme im Gewächshaus gehalten, nach ungefähr 5 Wochen Samenfäden gebildet hatten. Brachte ich dann von der zuletzt einige Tage etwas trockener gehaltenen Aussaat eine größere Zahl Mikrosporen unter Deckglas, so schwärmten gewöhnlich nach 3 bis 10 Minuten Samenfäden sehr reichlich im Gesichtsfeld herum.

Die Samenfäden von Selaginella erythropus sind wie die anderer Arten dieses Genus gestaltet und von nur geringer Größe. Der stabförmige, etwas gekrümmte Körper ist an dem vorderen, dünneren Ende mit 2 Wimpern von etwa $1^1/_2$facher Körperlänge besetzt[1]. Mit diesen Wimpern vorausschreitend, bewegen sich diese Samenfäden viel langsamer als die von Farnen, doch schneller als die von Marchantia und Funaria.

Vertheilung und Ansammlung der Samenfäden von Selaginella lassen

[1] Näheres siehe Pfeffer, Entwicklung des Keimes der Gattung Selaginella 1871. p. 17.

sich am besten im dunkeln Gesichtsfeld des Abbe'schen Beleuchtungsapparates übersehen. Denn es genügt jetzt eine 120fache Vergrößerung, um die zahlreichen Samenfäden als ebensoviele leuchtende Punkte herumschwärmen zu sehen.

Zu den herumschwärmenden Samenfäden schob ich dann, so wie es für die Experimente mit Farnen beschrieben wurde, eine Glascapillare von etwa 0.05 mm lichtem Durchmesser, die Äpfelsäure als Natronsalz enthielt. Bei einem Gehalt der Capillarflüssigkeit von 0.1 Proz. und 0.01 Proz. Äpfelsäure steuerten die Samenfäden sogleich reichlich nach der und in die Capillare, so dass in dieser im Lauf von $^1/_4$ Stunde Propfen von bewegungslos gewordenen Samenfäden angesammelt waren, die sicher aus 600 bis 800 Spermatozoiden bestanden. War die Capillare mit 0.001 Proz. Äpfelsäure enthaltender Flüssigkeit beschickt, so konnte eine schwache Anziehung seitens der Capillare eben noch bemerkt werden. Hiernach sind also die Samenfäden dieser Selaginella ebenso empfindlich, wie die der Farne, doch habe ich für jene die Reizschwelle nicht näher zu bestimmen gesucht.

Die Äpfelsäure ist also auch für die Samenfäden von Selaginella ein spezifisches Reizmittel. Ob diese Samenfäden dabei indifferent gegen alle dieselben Stoffe sind, welche für die Samenfäden der Farne kein Reizmittel sind, habe ich nicht geprüft. Übrigens wurden die Samenfäden von Selaginella ganz und gar nicht angezogen, als ich das auf S. 411 unter I aufgeführte Gemisch verwandte, in welchem die Äpfelsäure aber weggelassen war.

Auch in anderer Hinsicht verfolgte ich nicht eingehender diese Samenfäden, deren Verhalten gegen die sich entleerenden Archegonien von Farnen schon (p. 422) gedacht wurde.

IV. Marsilia.

Die Samenfäden von Marsilia werden zwar von dem Stoffgemische angezogen, das sich aus dem geöffneten Archegonium dieser Pflanze entleert, doch ist es mir nicht gelungen, das hier spezifisch wirksame Reizmittel aufzudecken; gegen alle geprüften Körper verhielten sich die Samenfäden von Marsilia indifferent. Bevor ich auf diese Experimente eingehe, sollen zunächst die Beobachtungen an gekeimten Makrosporen mitgetheilt werden, um zu zeigen, dass aus dem Archegonium von Marsilia ein Reizmittel der Samenfäden dieser Pflanze entleert wird.

Es ist hier nicht geboten, auf die durch Hanstein [1]) bekannt gewordenen

1) Jahrb. f. wiss. Bot. 1865—66. Bd. 4. p. 197. Über eine neuholländische Marsilia 1862 (Separatabz. aus Monatsber. d. Berliner Akademie). — Mein Untersuchungsmaterial, das ich der Güte des Herrn Collegen de Bary verdanke, hatte schon lange Jahre gelegen, keimte aber noch vortrefflich. Vermuthlich gehörte dieses Material zu Marsilia Drummondi.

Keimungsvorgänge von Marsilia näher einzugehen. Wird die Frucht von Marsilia, an der Bauchnath eingekerbt, in Wasser gelegt, so quillt bekanntlich aus der zweiklappig aufspringenden Fruchtschale ein hyaliner Gallertring hervor, mit welchem die anhängenden Sorusfächer herausgezogen werden, aus denen dann weiterhin Makrosporen und Mikrosporen ins Freie gelangen. Die ganze Entwicklung spielt sich hier sehr schnell ab, denn nach 16 bis 24 Stunden sind bei normaler Zimmertemperatur Samenfäden gebildet und das einzige Archegonium der Makrospore ist befruchtungsfähig.

Die Samenfäden werden je zu 32 in einer Mikrospore gebildet und schwimmen nach dem Entleeren flink, wie die Samenfäden der Farne, herum. Wie diese sind sie auch relativ groß und schraubenförmig gewunden, jedoch mit zahlreicheren, etwa 10 bis 13 Windungen versehen. Die vorderen Windungen sind frei von Wimpern, welche zahlreich und von ziemlicher Länge die folgenden Windungen bedecken, jedoch wieder gegen die hintere Windung hin fehlen, welcher die Stärkekörnchen führende, verhältnissmäßig grosse Blase angeheftet ist. Analog wie die Samenfäden der Farne, bewegen sich die von Marsilia, mit dem vorderen Ende vorausgehend, und während der Körper um seine Längsachse sich dreht.

Die Makrospore bildet auf ihrem Scheitel ein einziges Archegonium, dessen kurzer Hals endlich an der Spitze aufreißt, wobei eine schleimige Masse sich in die das Archegonium umgebende Gallertschicht entleert. Die ganze Makrospore ist von einer gallertartigen Hülle umgeben[1]), welche aber über dem Scheitel mächtiger ist und hier noch eine besondere Gestaltung bietet. Die Gallertmasse zeigt nämlich concentrische Schichtung, die indess in einer Zone derselben fehlt, welche auf dem Scheitel der Makrospore einen dieser mit der Basis aufsitzenden kegelförmigen Raum bildet. Dieser Raum in welchen das Archegonium mündet, mag Gallerttrichter oder Schleimtrichter genannt sein. Der Inhalt dieses Trichters ist ebenfalls eine gallertartige Masse, die durchschnittlich etwas geringere Consistenz besitzt, als die übrige Gallertschicht, durch welche ein enger Kanal dieser ungeschichteten Gallertmasse nach außen führt[2]).

Einen solchen Bau besitzen die Makrosporen vor und nach dem Öffnen des Archegoniums. Nach dem Öffnen findet man zahlreiche der inzwischen entwickelten Samenfäden überall an der Gallertschicht klebend und besonders auch reichlich in dem Gallerttrichter. Um aber das Verhalten der Samenfäden gegen die Makrospore zu studiren, separirt man besser die Makrosporen, sobald diese isolirt im Wasser liegen. Zu geeigneter

---

1) Über Entwicklung dieser Sporenhüllen vgl. Strasburger, Bau u. Wachsthum d. Zellhäute 1882. p. 124.

2) Vgl. die Abbildg. bei Hanstein l. c. und in Göbel, Grundzüge der Systematik und Morphologie 1882. p. 259.

Zeit bringt man dann die gleichfalls getrennt entwickelten Mikrosporen hinzu und verfolgt die ausschwärmenden Samenfäden.

Beobachtungen in dieser Weise angestellt, lehren nun, dass die Schleimschicht keine anziehende Wirkung auf die Samenfäden ausübt, welche aber zahlreich an und in der Schleimschicht festgehalten werden. Dem entsprechend verhalten sich die Samenfäden auch in gleicher Weise gegen die Makrosporen vor und nach dem Öffnen des Archegoniums und auch dann, wenn sie nach diesem Öffnen 24 Stunden, ohne befruchtet zu werden, in Wasser liegen bleiben. Die anziehende Reizwirkung beschränkt sich auf die aus dem Archegonium in den Gallerttrichter entleert werdende Materie, die wir indess zunächst vernachlässigen werden, um das Eindringen der Samenfäden in die Gallertmasse zu verfolgen.

Bringt man zu solchen Makrosporen Samenfäden, so steuern diese indifferent vorbei und stoßen nur dann an die Gallertschicht, wenn sie ohnehin ihr Weg gegen diese führt. Von diesen anstoßenden Samenfäden prallt ein Theil ab, ein guter Theil aber bleibt kleben, um nach einiger Zeit sich loszumachen oder, wie es zumeist zutrifft, dauernd in der Gallertschicht festgehalten zu werden. Solches geschieht überall, doch augenscheinlich etwas reichlicher an dem Scheitel der Makrospore, an dem die Gallertschicht mächtiger und, wie es scheint, auch etwas weicher ist.

Diese Gallertschicht auf dem Scheitel der Makrospore soll nun allein ins Auge gefasst werden, da nur die in sie eindringenden Samenfäden für die Befruchtung in Betracht kommen können. Von den an diese Schicht anstoßenden Samenfäden bleibt ein Theil an der Oberfläche kleben, andere dringen, sich langsam vorwärts schraubend, eine Strecke tief ein, um hier zur Ruhe zu kommen, andere wieder gelangen bis in den Schleimtrichter. Da die auf gleichem Wege vordringenden Samenfäden sich different verhalten, so hängen diese Differenzen offenbar mit ab von individuell verschiedener Bewegungskraft, die nicht immer ausreicht, den erheblichen mechanischen Wiederstand der Gallerthülle zu überwinden. Eine gewisse Rolle hierbei spielt auch die Blase am hinteren Ende der Samenfäden. Ein Theil der vordringenden Samenfäden verliert diese Blase in der geschichteten Gallerthülle und dringt dann augenscheinlich nach dieser Erleichterung besser vorwärts, nicht wenige schleppen die Blase bis an den Gallerttrichter mit, um sie beim Übergang in diesen abzustreifen, eine Anzahl Samenfäden endlich gelangt mit der Blase bis in den Gallerttrichter. Letztere verlieren dann zumeist die Blase nicht, außer wenn sie nach dem Öffnen des Archegoniums, durch anziehende Reizwirkung, in jenes gelockt werden.

Während des Durcharbeitens durch die geschichtete Gallerthülle bewahren manche Samenfäden ihre Körperform, andere werden, doch zumeist vorübergehend, zu einer steileren Schraube, und wie bei Farnen geschieht dieses besonders dann, wenn die vorwärts strebenden Samenfäden sich

von der Blase losreißen. Übrigens findet man auch hier, wie bei den Farnen, Samenfäden, die in dieser langgestreckten Körperform zu Grunde gehen.

Auf dem beschriebenen Wege gelangt also ein Theil der Samenfäden durch die geschichtete Gallerthülle in den Schleimtrichter, in welchen nur vereinzelte Spermatozoiden durch den engen verquollenen Ausführgang ihren Weg finden. Die Consistenz der Masse des Gallerttrichters scheint im allgemeinen ein klein wenig geringer zu sein, als die der geschichteten Gallerthülle, wenigstens hat man zumeist den Eindruck, als ob nach dem Eindringen in den Gallerttrichter die Bewegung der Samenfäden in einem geringen Grade lebhafter würde. Übrigens ändert sich auch die Consistenz der Gallerthülle mit längerem Aufenthalt im Wasser.

Die einmal in die Gallerthülle eingebohrten Samenfäden verlassen diese selten wieder, doch habe ich einigemal selbst solche Samenfäden sich ihren Rückweg bis in das umgebende Wasser bahnen sehen, die schon bis in den Gallerttrichter eingedrungen waren. In dem Gallerttrichter vertheilen sich die Samenfäden, so lange das Archegonium ungeöffnet ist, gleichmäßig, und häufig kommt hier vor, was in Wasser und auch in der geschichteten Gallerthülle ziemlich selten ist, dass die Samenfäden zeitweilig rückwärts steuern, wobei ihr Körper sich in umgekehrter Richtung, wie bei der vorwärts strebenden Bewegung, um seine Achse dreht. Welche Umstände diesen Bewegungsgang hier häufig werden lassen, weiß ich nicht zu sagen.

Um die Wirkung des sich öffnenden Archegoniums auf die Samenfäden gut beobachten zu können, ist es geboten, eine beschränkte Zahl von Samenfäden (etwa 4—8 Stück) in den Gallerttrichter gelangen zu lassen, und dieses ist leicht zu erreichen, indem man die Makrosporen zeitig von den Mikrosporen separirt. Mit einiger Übung sieht man auch gut dem Archegonium an, ob es sich bald öffnen wird, und hat dann Gelegenheit zu beobachten, wie bei diesem Öffnen, in ähnlicher Weise wie bei den Farnen, plötzlich eine granulöse Masse hervorschießt, der in der Folge noch schleimige Masse folgt.

Die aus dem Archegonium entleerten Stoffe wirken, ganz ähnlich wie bei den Farnen, als Reizmittel auf die Samenfäden. Sogleich sieht man benachbarte Samenfäden nach der Öffnung des Archegoniums steuern und bald darauf werden etwas fernere zu derselben Richtungsbewegung gereizt. Waren wenige Samenfäden im Gallerttrichter, so drängen sich dann vielleicht nach einiger Zeit alle um die Mündung des Archegoniums, doch pflegen nur einzelne, 1 bis 3 Stück, in den verhältnissmässig engen Hals einzudringen[1]). Wird nun auch dieses Zusammendrängen, wie bei den Farnen, mit der Zeit weniger präcis, so kommt es doch nicht selten vor, dass, analog wie bei Farnen, eine Anzahl Samenfäden vor dem Archego-

1) Diese Verhältnisse wurden schon von Hanstein beobachtet; l. c. p. 219.

nium zur Ruhe kommt, eine Anhäufung hier bildend[1]). Diese kann natürlich ansehnlicher werden, wenn im Gallerttrichter sich eine größere Zahl von Samenfäden befand, wobei aber weniger gut die anziehende Wirkung der aus dem Archegonium entleerten Masse und die allmähliche Erweiterung der Anziehungssphäre zu verfolgen ist.

Die anziehende Reizwirkung der aus dem Archegonium entleerten Masse steht also zweifellos fest, und zwar muss der wirksame Stoff in Wasser löslich und vermuthlich ein leichter diffundirender Körper sein. Denn einmal erweitert sich die Anziehungssphäre ziemlich schnell und alle Anziehungskraft war verschwunden, als ich Makrosporen nach dem Öffnen des Archegoniums $1^1/_2$ bis 3 Stunden in Wasser liegen gelassen hatte. Als nach dieser Zeit die bis dahin fern gehaltenen Samenfäden zu einer Makrospore kamen, drangen sie in üblicher Weise in Gallerthülle und Schleimtrichter ein, vertheilten sich aber gleichmäßig in letzterem und zeigten nicht die geringste Tendenz, nach der Öffnung des Archegoniums zu steuern.

Das Eindringen in Gallerthülle und Schleimkanal spielt sich auch noch in derselben Weise ab, wenn eine Makrospore nach dem Öffnen des Archegoniums 24 Stunden in einer größeren Menge Wasser zugebracht hat. Die Gallerte bewahrte eben im wesentlichen ihre physikalische Beschaffenheit und anziehende Wirkung übte sie überhaupt nie auf Samenfäden aus. Denn diese steuern, wie schon bemerkt, indifferent vorbei und häufen sich nur an, weil ein guter Theil der anstoßenden Samenfäden haften bleibt. Da aber diese nach allen Richtungen herumsteuern, wird natürlich allmählich eine große Zahl der in dem umgebenden Wasser vorhandenen Samenfäden in der Gallerthülle gefangen sein. So bildet sich in dieser eine Anhäufung der Samenfäden und eine solche muss nothwendig immer zu stande kommen, wenn von den nach gleichmäßiger Vertheilung im umgebenden Medium strebenden Körpern die an einen bestimmten Punkt gelangenden festgehalten werden. Eine wesentlich analoge Ursache bewirkt ja auch, dass in einer Lösung von Kupfervitriol schließlich alles Kupfer auf einem hineingestellten Zinkstück vereinigt ist, welches zunächst nur die in seiner unmittelbarsten Nähe befindlichen Kupfertheilchen auf sich niederschlug, durch Diffusion (oder auch mechanische Wasserbewegung) aber immer neue Kupfertheilchen zugeführt bekam.

Ebenso werden auch kleine Schnitte aus der Samenschale von Linum usitatissimum ein Sammelpunkt für die Samenfäden von Marsilia, die in-

---

1) Nach längerer Zeit bilden sich hier, veranlasst durch das Nährmaterial, Ansammlungen von Bacterien, wie dieses schon Hanstein (l. c. p. 221) beobachtete. Dieser ist aber darin im Irrthum, dass er (p. 224) an der Archegoniummündung auch eine Anziehung auf todte Körper bestehen lässt. Sind keine Samenfäden im Gallerttrichter, so bleiben todte Körpertheilchen unbewegt vor dem Archegonium, nahe dessen Öffnung, liegen.

dess an jenen sich in begrenzterer Zahl anhäufen, weil verhältnissmäßig viele der in den Leinsamenschleim gelangten Samenfäden sich wieder aus diesem befreien. In diesen Schleim gelangen aber auch nur Samenfäden, deren Weg sie ohnehin dahin führt, eine Ablenkung von ihrer Bewegungsbahn erfahren die Samenfäden durch einen Leinsamenschnitt nicht. Dieses gilt ebenso für Stückchen von Traganthgummi, welche indess die anstoßenden Samenfäden weniger fest halten und deshalb zu keinen besonders auffälligen Anhäufungen derselben führen. Übrigens werden wir analoge Ansammlungen durch Festhalten der zufällig auftreffenden Organismen weiterhin, insbesondere noch für Pandorina, kennen lernen.

Beobachtet man nun weiter das Verhalten in der Gallerthülle, so sieht man in dieser die Samenfäden nach verschiedenen Richtungen vorrücken und auch nur ein gewisser Theil der in die Gallerthülle am Scheitel der Makrospore eingetretenen Samenfäden gelangt in den Schleimtrichter. Einrichtungen, die nach diesem hin den Weg der Samenfäden in ganz hervorragender Weise lenken, sind also in den physikalischen Eigenschaften der Gallerthülle nicht gegeben, doch will ich deshalb die Möglichkeit nicht abstreiten, dass der Weg in den Schleimtrichter durch die Vertheilung der mechanischen Widerstände in der concentrisch geschichteten Gallerthülle oder durch andere physikalische Eigenschaften dieser etwas begünstigt ist. Die nächste Zeit nach dem Öffnen des Archegoniums scheinen in der That die Samenfäden den Weg nach dem Schleimtrichter zu bevorzugen, was auch vollständig verständlich ist, als eine Wirkung des aus dem Archegonium ausgetretenen und durch die Gallerte diffundirenden Reizmittels. Übrigens findet man auch schon vor dem Öffnen des Archegoniums oft den ganzen Gallerttrichter wimmelnd von Samenfäden, nämlich dann, wenn letztere sehr zahlreich in dem umgebenden Wasser vorhanden sind, doch ist dann auch die concentrisch geschichtete Gallerthülle mit sehr zahlreichen Samenfäden versehen.

Wie schon bemerkt, führten meine Untersuchungen mich nicht zur Entdeckung des spezifischen Reizmittels der Samenfäden von Marsilia. Indifferent steuerten diese an Glascapillaren (0.10 bis 0.13 mm weit) vorbei, die eine Abkochung von Gras oder auch der Blätter, einschließlich der Früchte, von Marsilia Drummondi in verdünnter oder concentrirter Form enthielten. Ebenso wirkten in keiner Weise anziehend die auf Seite 411 unter I und II genannten Gemische aus organischen Säuren und Kohlehydraten; ferner ein Gemisch, das von Asparagin, Kreatin, Kreatinin, Leucin, Guanin, Glycocoll je 0.6 Proz. enthielt und mit Tyrosin gesättigt war. Ebenso lieferten ein negatives Resultat die Versuche mit Fleischextrakt und dem noch speziell geprüften äpfelsauren Natron.

Da auch die aus gekappten Haaren von Urtica und Heracleum sphondylium hervortretende Masse nicht anziehend auf die Samenfäden von Marsilia wirkt, so kann das Reizmittel dieser nicht in einem zwar verbrei-

teten, aber in Abkochungen nicht übergehenden Pflanzenstoff bestehen und wir müssen also annehmen, dass das aus dem Archegonium entleerte spezifische Reizmittel dieser Samenfäden ein weniger verbreiteter Pflanzenstoff ist.] Um zu prüfen, ob eine Abkochung der mit ungeöffneten Archegonien versehenen Makrosporen als Reizmittel wirkt, hatte ich nicht genügendes Material zur Verfügung.

Die Einrichtungen zur Befruchtung bestehen also bei Marsilia darin, dass die Gallertschicht von den umherschwärmenden Samenfäden die zufällig anstoßenden zum guten Theil festhält und eine gewisse Zahl dieser in den Gallerttrichter gelangen lässt. Hierdurch ist dann dafür gesorgt, daß Samenfäden in der Nähe des Archegoniums sich befinden, wenn dieses sich öffnet und ein Reizmittel entleert, das Samenfäden in das Innere des Archegoniums lockt. Die Schleimschicht, in welche der Inhalt des Halskanals des Archegoniums sich ergießt, verhindert, dass das Reizmittel schnell durch das Wasser entfernt wird, in welchem sich die Sporen entwickeln.

Ein solches Auswaschen würde aber auch dauernd thätig sein, wenn die Gallerthülle einen löslichen Stoff als Reizmittel absonderte und, um diese Reizwirkung Tage lang zu erhalten, müssten allmählich große Mengen dieses Stoffes producirt werden. So gewinnt, unter diesen Gesichtspunkten betrachtet, die direkte Beobachtung an Wahrscheinlichkeit, nach der die Schleimschicht keine anziehende Wirkung auf die Samenfäden von Marsilia ausübt. Die faktische Einrichtung bei Marsilia erscheint in der That bei diesem in Wasser sich abspielenden Befruchtungsvorgang ganz zweckmäßig und sichert die Befruchtung um so mehr, als unter normalen Verhältnissen die im Verhältniss zahlreichen Mikrosporen in der Nähe der Makrosporen zur Entwicklung kommen.

Wie es sich mit den Befruchtungsvorgängen der übrigen Rhizocarpeen verhält, habe ich nicht untersucht, und da aus der Literatur nicht zu entnehmen ist, ob Reizwirkungen auf die Samenfäden eine Rolle mitspielen, unterlasse ich es, für die übrigen Rhizocarpeen die Einrichtungen zu beleuchten, welche auf Erreichung der Befruchtung abzielen. Übrigens werden auch sicher von manchen niedriger stehenden Wasserpflanzen Stoffe ausgeschieden, die dazu dienen, die Samenfäden zu der Eizelle zu locken, wie der spätere Hinweis auf Fucus und einige andere Algen lehren wird. Doch werden wir auch Fälle kennen lernen, in denen bei Wasserpflanzen ein anlockendes Reizmittel augenscheinlich nicht in dem Befruchtungsvorgang mitwirkt.

Die Erfahrungen an Marsilia lehren uns aber, dass nicht in der ganzen Abtheilung der Gefäßkryptogamen die Äpfelsäure ein spezifisches Reizmittel der Samenfäden ist, und es wird somit nur durch spezielle Prüfung entschieden werden können, wie sich die Sache z. B. bei Equisetaceae und

Isoetes[1]) verhält. Voraussichtlich wird bei allen Gefäßkryptogamen ein Reizmittel die Samenfäden in das Archegonium locken, eine Annahme, die um so wahrscheinlicher klingt, als auch bei anderen Archegoniaten, nämlich bei Laubmoosen und Lebermoosen, ein spezifisches Reizmittel diesem Zwecke dienstbar ist.

V. Laubmoose.

Sowohl bei Laubmoosen, als auch bei Lebermoosen wirkt die aus dem geöffneten Archegonium hervortretende Masse anziehend auf die Samenfäden, doch hängt diese locomotorische Reizwirkung bei beiden von spezifisch verschiedenen Reizmitteln ab. Reizmittel ist nämlich für die Samenfäden der Laubmoose Rohrzucker, während die Samenfäden der Lebermoose gegen alle geprüften Stoffe sich indifferent verhielten, weshalb das sie in das Archegonien des Lebermooses lockende Reizmittel ein wenig verbreiteter Pflanzenstoff sein muss.

Die anziehende Wirkung des aus dem Archegonium sich entleerenden Inhalts constatirte ich für die monöcische Funaria hygrometrica und das Zwitterblüthen tragende Leptobryum pyriforme. Beim Durchmustern der Blüthen des letztgenannten Mooses fanden sich auch solche Blüthenstände, in denen beim Liegen in Wasser sich nach einiger Zeit Antheridien und weiterhin ein Archegonium öffneten. Waren bis dahin die Samenfäden an diesem indifferent vorbei geschwommen, so steuerten sie nun reichlich nach dem aus dem Archegonium gedrungenen Schleime, der in ganz ähnlicher Weise entleert wurde, wie aus Archegonien von Farnen. Die von dem entleerten Inhalt ausgeübte Anziehung war sehr energisch und sehr reichlich sammelten sich die Samenfäden um den Schleim und in demselben, während zugleich mehrere in den Hals des Archegoniums eindrangen.

Ebenso wie Leptobryum verhielt sich Funaria hygrometrica, als gleichzeitig männliche und weibliche Blüthen unter Deckglas gebracht waren und ein Archegonium sich öffnete, nachdem zuvor Samenfäden erschienen waren. Auch stellte ich noch fest, dass die Samenfäden von Funaria hygrometrica von der aus dem Archegonium von Leptobryum pyriforme entleerten Masse ebenso gut angezogen werden, wie die Samenfäden der eigenen Art.

Zu den Untersuchungen über Reizwirkung dienten die Samenfäden von Funaria hygrometrica, auf welche sich zunächst alles Folgende bezieht;

---

1) Samenfäden im Schleime des Archegoniumhalses von Isoetes glaubt Hofmeister gesehen zu haben. Beiträge zur Kenntniss der Gefäßkryptogamen 1855, aus Abhandlg. d. Sächs. Ges. d. Wissenschaft. Bd. 4. p. 131.

für die Samenfäden von Leptobryum pyriforme und Brachythecium rivulare wurde nur festgestellt, dass auch für sie Rohrzucker das Reizmittel ist.

Bringt man Antheridien aus dem männlichen Blüthenstand von Funaria in Wasser, so öffnen sich nach einiger Zeit die reifen Antheridien auf dem Scheitel, und darmförmig zusammenhängend tritt der Inhalt heraus. Nun beginnen die Mutterzellen der Spermatozoiden zu quellen, und nachdem letztere schon zuvor sich deutlich bewegten, entschlüpfen sie endlich ihren Mutterzellen. So in Freiheit gesetzt, vertheilen sich die bekanntlich kleinen, gekrümmt stabförmigen, am vorderen, vorausgehenden Ende mit zwei langen Wimpern besetzten Samenfäden in dem umgebenden Wasser. Ihre Bewegung ist aber nur mäßig schnell, viel langsamer, als die der Samenfäden von Selaginella oder gar der Farne.

Schiebt man dann eine Glascapillare (ich wandte diese 0.05 bis 0.07 mm weit an) mit 0.1 Proz. Rohrzucker enthaltendem Inhalt hinzu, so wandern diese Samenfäden massenhaft in die Capillare, so dass diese in einiger Zeit förmlich vollgepfropft werden kann [1]). Ganz analog wie die Samenfäden der Farne, werden auch die unseres Mooses durch das diffundirende Reizmittel von ihrer Bahn abgelenkt und steuern mit augenscheinlich nicht beschleunigter Schnelligkeit nach der Capillare. Die Reizwirkung besteht also hier, gerade so wie bei den Samenfäden der Farne, in einer entsprechenden Achsenrichtung des Körpers, welche diesen so stellt, dass der Samenfaden nach der concentrirteren Lösung hin steuert. Es bedingt eben wieder nur die Concentrationsdifferenz eine locomotorische Richtungsbewegung; in eine homogene Lösung von 0.1 Proz. Rohrzucker gebracht, bewegen sich die Samenfäden ebenso wie in reinem Wasser.

In Empfindlichkeit gegen ihr spezifisches Reizmittel geben die Samenfäden von Funaria denen der Farne nichts nach. Bei einem Gehalt der Flüssigkeit von 0.1 Proz. Rohrzucker dringen die Samenfäden noch reichlichst in die Capillare und bei 0.001 Proz. Rohrzucker war in den meisten Versuchen eine eben noch merkliche Anziehung zu beobachten, d. h. am Capillarmund fand eine, wenn auch ganz geringe Ansammlung statt und eine kleine Zahl Samenfäden drang in die Capillare. Die Reizschwelle der Samenfäden von Funaria liegt also, ebenso wie die der Samenfäden der Farne, bei einem Gehalt der Flüssigkeit an 0.001 Proz. des spezifischen Reizmittels, d. h. an Rohrzucker.

Bei Bestimmung der Reizschwelle für die Samenfäden von Funaria wurden natürlich alle früher, bei Besprechung der Farne, hervorgehobenen Vorsichtsmaßregeln angewandt. Insbesondere wurde eine beschränkte Zahl von Antheridien unter Deckglas gebracht und diese wurden sorgfältig abgewaschen, um allenfalls vorhandenen Rohrzucker zu entfernen.

---

1) Die Beobachtung geschieht auch hier am bequemsten und übersichtlichsten, wie bei Selaginella, im Dunkelfeld des Abbe'schen Beleuchtungsapparates.

Das Vorhandensein von Rohrzucker in der umgebenden Flüssigkeit beeinflusst die Unterschiedsempfindlichkeit der Samenfäden von Funaria, wie es scheint, in analoger Weise, wie die der Samenfäden der Farne. Wenigstens sprechen meine wenigen diesbezüglichen Versuche dafür, dass das Weber'sche Gesetz auch für die Samenfäden der Laubmoose gilt. Ich brachte nämlich Samenfäden von Funaria das einemal in eine homogene Lösung mit 0.001 Proz., das anderemal mit 0.01 Proz. Rohrzucker und fand, dass die Samenfäden jedesmal indifferent vorbeisteuerten, wenn die Capillare eine 10 mal concentrirtere Lösung (mit 0.01, resp. 0.1 Proz. Rohrzucker) enthielt, dagegen schon recht merklich angezogen wurden, wenn die Capillarflüssigkeit die 50 fache Concentration (0.05, resp. 0.5 Proz. Rohrzucker) der Außenflüssigkeit besaß. Ist nun auch hiermit die Unterschiedsempfindlichkeit nicht näher bestimmt, so spricht doch diese Erfahrung entschieden zu Gunsten der Gültigkeit des Weber'schen Gesetzes, und jedenfalls muss die Concentration der Capillarflüssigkeit absolut um so mehr gesteigert werden, je gehaltreicher an Rohrzucker die Aufenthaltsflüssigkeit der Samenfäden genommen wird.

Ob auch hier mit steigender Concentration eine abstoßende Wirkung zu stande kommt, wurde nicht näher geprüft, nur so viel kann ich sagen, dass noch zahlreich Samenfäden in eine Capillarflüssigkeit mit 15 Proz. Rohrzucker traten, obgleich sie in dieser schnell ihren Tod fanden.

Außer gegen Rohrzucker erwiesen sich die Samenfäden von Funaria gegen alle anderen untersuchten Stoffe indifferent. So wurden mit negativem Resultate die auf Seite 411 unter I und III aufgeführten Gemische von organischen Säuren und stickstoffhaltigen Körpern geprüft und das dort genannte Gemisch II aus Kohlehydraten wirkte nur vermöge seines Gehaltes an Rohrzucker. Denn keines der anderen dort genannten Kohlehydrate beeinflusste die Bewegung der Samenfäden und dieses auch dann nicht, als Traubenzucker, Fruchtzucker, arabisches Gummi, Dextrin, Dulcit, Inosit, Glycogen, Mannit, Milchzucker in einer Lösung vereint sich befanden.

Indifferent verhielten sich auch die Samenfäden von Funaria gegen Fleischextrakt und gegen eine Lösung, die je 0.1 bis 0.25 Proz. folgender Glycoside enthielt: Salicin, Äsculin, Glycyrrhizin, Berberin. Dagegen schwimmen diese Samenfäden reichlich in eine Grasdecoct enthaltende Capillare, woraus indess nur gefolgert werden kann, dass dieses Decoct Rohrzucker enthält. Als Reagens auf diesen lassen sich die Samenfäden der Laubmoose in analoger Weise benutzen, wie die Samenfäden der Farne als Reagens auf Äpfelsäure, doch sind jene aus verschiedenen Gründen, die hier übergangen sein mögen, weniger gut als die Samenfäden der Farne als solches physiologisches Reagens zu handhaben.

Rohrzucker ist somit das spezifische Reizmittel der Samenfäden von Funaria und auch anderer Moose. Gleiche Erwägungen, wie sie hinsichtlich

der Farne (p. 417) angestellt wurden, führen aber auch zu dem Schlusse, dass Rohrzucker wohl gewiss das Reizmittel ist, durch welches die aus dem Archegoniumhalse hervortretende Masse anziehend auf die Samenfäden der Laubmoose wirkt.

Von anderen Laubmoosen habe ich nur noch für Leptobryum pyriforme und Brachythecium rivulare constatirt, dass Rohrzucker für die Samenfäden dieser Arten ein vorzügliches Reizmittel ist. Für die Samenfäden von Leptobryum stellte ich auch noch ihren Indifferentismus gegen das vorhin genannte, des Rohrzuckers entbehrende Gemisch von Kohlehydraten fest.

Da also sowohl acrocarpische als pleurocarpische Moose geprüft wurden, dürfte wohl der Rohrzucker allgemein als spezifisches Reizmittel der Samenfäden der echten Laubmoose angesprochen werden. Doch fordern die unter Wasser lebenden Moose zu einer speziellen Untersuchung auf, um zu erfahren, ob bei diesen nicht etwa Anpassungen an ihre besondere Lebensweise eine Abweichung zur Folge gehabt hatten. Ferner wird erst das Experiment zu entscheiden haben, wie sich die Sache mit Sphagnum und Andraea verhält, denn einen Schluss auf diese können wir um so weniger wagen, als bei den Lebermoosen Rohrzucker kein Reizmittel der Samenfäden ist.

Bei Funaria beobachtet man dann und wann, dass die Samenfäden ihren Mutterzellen nicht oder nur theilweise entschlüpfen, obgleich sie sich in den Mutterzellen bewegen. Solche Objekte liegen dann ruhig an einer Stelle oder rücken nur langsam und unbestimmt vorwärts. So in ihrer Bewegung beeinträchtigt, gelangen diese Samenfäden nur sehr spärlich in eine Rohrzucker enthaltende Capillare und zu den Versuchen über Reizwirkung sind deshalb nur den Mutterzellen ganz entschlüpfte und normal sich bewegende Samenfäden zulässig.

Solche ihren Mutterzellen sich nicht oder unvollständig entwindende Samenfäden traf ich viel häufiger bei Leptobryum pyriforme und noch mehr bei Brachythecium rivulare. Bei der letztgenannten Pflanze erhielt ich erst nach längerem Suchen frei bewegte Samenfäden und bei Bryum capillare, Mnium cuspidatum, Hypnum cupressiforme gelang es mir überhaupt nicht, solche zu sehen. Namentlich von Bryum capillare und Mnium cuspidatum musterte ich viele Antheridien, die zum Theil sogleich beim Einbringen in Wasser ihren Inhalt entleerten, deren Samenfäden auch in den Mutterzellen sich bewegten, jedoch niemals frei wurden[1]). Welche Umstände hierbei ins Gewicht fallen, weiß ich nicht zu sagen; jedenfalls hatten viele der untersuchten Antheridien einen möglichst hohen Grad der Reife erlangt. So wird man in der That auch in Erwägung ziehen müssen, ob die Samen-

1) Schimper, Recherches sur l. mousses 1848. p. 54 sah überhaupt niemals Samenfäden aus ihren Mutterzellen sich befreien.

fäden mancher Laubmoose, ohne ihre Mutterzelle zu verlassen, auf irgend eine Weise zu den Archegonien gelangen, um vielleicht hier durch irgend eine Wechselwirkung in Freiheit gesetzt zu werden.

VI. Lebermoose.

Die Samenfäden von Marchantia polymorpha werden, wie schon Strasburger[1]) fand, von der aus dem Archegonium dieser Pflanze entleerten Masse entschieden angezogen. Dagegen verhielten sich dieselben in meinen Versuchen indifferent gegen alle geprüften Stoffe und es muss also wohl ein weniger verbreiteter Pflanzenstoff das spezifische Reizmittel der Samenfäden von Marchantia sein. War auch wesentlich nur Marchantia polymorpha mein Versuchsobjekt, so dürfte doch wohl dasselbe allgemein für die Lebermoose gelten, da ich auch für die den Jungermanniaceae zugehörige Radula complanata wenigstens soviel constatirte, dass die aus dem geöffneten Archegonium hervortretenden Stoffe die Samenfäden dieser Pflanze anziehen, während sich diese gegen Grasdecoct indifferent verhielten.

Die Samenfäden von Marchantia polymorpha erhält man leicht in Menge, indem man den männlichen hutförmigen Blüthenstand mit Wasser in Berührung bringt. Reife Antheridien entleeren dann die Mutterzellen, aus welchen nach einiger Zeit der verhältnissmäßig kleine Samenfaden sich frei macht, welcher bekanntlich einen stabförmigen, wenig gekrümmten und gewundenen Körper und am vorderen Ende dieses zwei lange Cilien besitzt. Dieses vordere Ende geht in der Bewegung voraus, in welcher diese Samenfäden relativ langsam, doch eher etwas schneller als die von Funaria fortrücken. Da in den schon zuvor entleerten, am Hut haftenden Inhaltsstoffen der Antheridien sich öfters Bacterien zahlreich einfanden, die, indem sie in gewisse Capillarflüssigkeiten massenhaft eindringen, störend in die Beobachtung eingreifen, thut man gut, den Hut zuvor schnell mit Wasser abzuwaschen und abzupinseln.

Bringt man zu in Wasser vertheilten Samenfäden einen Längsschnitt aus dem weiblichen Hut von Marchantia mit weiblichen Geschlechtsorganen, so ist es nicht schwer, ein geöffnetes Archegonium zu finden, in dessen aus dem geöffneten Halse entleerte schleimige Masse Samenfäden reichlich eindringen, so dass eine Anhäufung vor dem Archegonium entsteht, in dessen Halskanal sicher ziemlich viele Samenfäden ihren Weg finden. Da die reifen Archegonien sich sogleich beim Einbringen in Wasser öffnen, so gelingt die direkte Beobachtung des Öffnens eines Archegoniums nur, in-

1) Jahrbücher f. wiss. Bot. 1869—70. Bd. 7. p. 418.

dem man sogleich nach dem Eintragen des Schnittes in Wasser das Objekt mustert. Leichter als auf diese Weise kommt man zum Ziele, wenn man die Schnitte aus weiblichen Hüten zunächst in eine $^3/_4$ bis 1 prozentige Salpeterlösung bringt und diese durch Wasser ersetzt, während man ein reifes Archegonium beobachtet, dessen Scheitel dann bald nach dem Entfernen der osmotisch wirksamen Lösung aufreißt.

Um Stoffe auf ihre anziehende Wirkung zu prüfen, wurden jene, in der beschriebenen Weise, in eine Glascapillare gefüllt (deren Weite 0.05 bis 0.07 mm betrug), zu den Samenfäden gebracht. Die Entscheidung, ob ein bestimmter Körper eine schwache Anziehung auf die Samenfäden von Marchantia ausübt, ist aber hier nicht immer leicht. Es hängt dieses damit zusammen, dass diese Samenfäden in dem Streben nach gleichmäßiger Vertheilung auch in die Capillare eindringen, während die Samenfäden von Farnen und von Marsilia nur höchst einzeln und auch die der Laubmoose nur relativ spärlich in eine mit Wasser gefüllte Capillare gelangen. Der erwähnten Eigenschaft halber schwärmen also die Samenfäden von Marchantia auch in eine mit Wasser erfüllte Capillare und finden sich, wenigstens im unteren Theil der Capillare, nicht selten ungefähr ebenso reichlich oder wenigstens in nicht viel geringerer Zahl als in dem umgebenden Wasser. Dabei gelangen naturgemäß von den nach allen Richtungen steuernden Samenfäden immer neue in die Capillare, während andere sich aus dieser entfernen, und wenn nun dieses Entfernen aufgehoben oder eingeschränkt wird, so ist eine Anhäufung der Samenfäden in der Capillare eine nothwendige Folge. Ein solche Anhäufung tritt somit ein, sobald die Capillarflüssigkeit die Samenfäden zurückhält, sei es mechanisch, sei es indem sie die Samenfäden tödtet oder auch nur ihre Bewegung so stark hemmt, dass nur relativ wenigen es gelingt, die Capillare zu verlassen.

Das oben Gesagte fand bei den verschiedensten Versuchen seine Bestätigung. Verwandte ich z. B. eine Capillare, die eine Lösung mit 0.01 Proz. Quecksilberchlorid enthielt, so wurde die Bewegung der eingedrungenen Samenfäden ziemlich schnell verlangsamt und nach 1 bis einigen Minuten waren sie todt, nach 10 Minuten und noch mehr nach 20 Minuten war aber eine erhebliche Anhäufung von Samenfäden in der Capillare eingetreten. Das gleiche Resultat wurde erhalten, wenn die Capillarflüssigkeit 10 Proz. Kalinitrat, oder 12 Proz. Natronsulfat oder 20 Proz. Rohrzucker enthielt, obgleich die durch ihre Concentration die Samenfäden bald tödtenden Stoffe auf letztere keine anziehende Reizwirkung ausübten. Denn einmal wurden die in der Nähe vorbeisteuernden nicht von ihrer Bahn abgelenkt, und in die Capillare gelangten so nur Samenfäden, deren Weg ohnehin dorthin führte; ferner drangen auch in eine Capillare, welche nur 0.1 Proz. Salpeter oder 0.2 Proz. Rohrzucker enthielt, nicht mehr Samenfäden ein, als in eine mit Regenwasser gefüllte Capillare. Wie obige Lösungen, bringt aber jeder beliebige Stoff eine Ansammlung hervor, sofern er genügend concen-

trirt angewandt wird und dieses ist um so mehr bei Prüfung von Lösungen auf ihre anziehende Wirkung zu beachten, als z. B. schon bei einem Gehalt der Capillarflüssigkeit von 1 Proz. Salpeter eine merkliche Ansammlung der Samenfäden eintritt.

Die Zahl der in eine Capillare, ohne eine anziehende Wirkung seitens des Inhaltes, eintretenden Samenfäden, hängt natürlich wesentlich ab von der Menge der Samenfäden in der umgebenden Flüssigkeit. Waren diese reichlich gehäuft, so dass bei 130facher Vergrößerung das Dunkelfeld des Abbe'schen Beleuchtungsapparates mit leuchtenden Körperchen, den Samenfäden, ganz durchsäet war, so kamen gelegentlich förmliche Pfropfen von Samenfäden nahe an der Mündung in einer 10 Proz. Kalisalpeter enthaltenden Capillare zu stande. Spärlich oder kaum merklich fiel diese Anhäufung aus, wenn gleichzeitig nur wenige Samenfäden bei 130facher Vergrößerung sich in dem Gesichtsfeld befanden.

Übrigens spielen bei dieser Anhäufung naturgemäß eine Reihe von Umständen eine Rolle und so kann es nicht wundern, dass in zwei aufeinanderfolgenden Versuchen das Resultat nicht übereinstimmt, ja ich habe beobachtet, dass von zwei gleichweiten Capillaren, die mit 10prozentiger Salpeterlösung gefüllt zu den Samenfäden von Marchantia nahe bei einander unter dasselbe Deckglas gebracht wurden, die eine eine große Anhäufung, die andere eine nur geringe Zahl von Samenfäden enthielt. Ohne die eingreifenden Faktoren, wie Wasserströmungen, durch welche die Samenfäden nach einer Seite hin fortgerissen werden u. s. w., einer näheren Darlegung zu unterziehen, will ich hier nur auf einen Punkt hinweisen, der sich auf die Vertheilung der Samenfäden in dem Wasser des Objektträgers bezieht. Wenn nämlich die im Augenblick herumschwärmenden Samenfäden gleichmäßig vertheilt erscheinen, liegen häufig noch Ballen unentleerter Mutterzellen zusammen, die weiterhin allmählich ihre Samenfäden entlassen, welche von diesem Punkte ausstrahlend auch einer benachbarten Capillaröffnung eine größere Zahl von Samenfäden zusenden können.

Aus obigen Erwägungen ergiebt sich auch die Basis für das methodische Vorgehen beim Prüfen von Stoffen hinsichtlich ihrer anziehenden Wirkung auf Samenfäden von Marchantia und für die Beurtheilung der beobachteten Thatsachen. Eine annähernd gleichmäßige Vertheilung der Samenfäden und unentleerten Mutterzellen im Wasser erreicht man, indem man das auf einem Papierstreifchen aufliegende Deckglas unter entsprechendem Druck hin und her schiebt. Wird dann weiterhin ansehnlichen Wasserströmungen vorgebeugt, so wird die einmal gewonnene, annähernd gleichmäßige Vertheilung nicht so leicht gestört, denn die Partiärpressung des Sauerstoffs wirkt nicht als Richtungsreiz und so kommt dieserhalb nicht, wie es bei Bacterien zutrifft, eine Ansammlung der Samenfäden um Luftblasen oder gegen den Rand des Deckglases hin zu stande.

Weiter empfiehlt es sich, zu den Versuchen Wasser zu wählen, in welchem sich eine nur beschränkte Zahl von Samenfäden befindet, denn gelangt, bei viel Samenfäden in der Umgebung, eine absolut große Zahl dieser in die Capillare, so wird damit die Beurtheilung, ob eine Anhäufung stattfand, erschwert. Zu gering darf aber wieder die Zahl der Samenfäden in dem Wasser nicht werden, weil sonst, bei der nur mäßigen Schnelligkeit dieser, eine zu beschränkte Zahl in die Nähe der Capillaröffnung geräth. Ferner ist eine zu hohe, die Samenfäden hemmende oder tödtende Concentration der Capillarflüssigkeit thunlichst zu vermeiden, und jedenfalls darf die Ansammlung der Samenfäden in einer mit Flüssigkeit gefüllten Capillare nicht schlechthin als Maßstab der Beurtheilung herbeigezogen werden.

Würde es nun auch bei richtiger Versuchsanstellung leicht sein, eine energische Anziehung seitens der Capillarflüssigkeit zu constatiren, so ist es doch schwer darüber Sicherheit zu gewinnen, ob eine ganz schwache Anziehung ausgeübt wird. Und da bei solcher die Ablenkung der in die Anziehungssphäre gelangenden Samenfäden nicht so plötzlich und präcis eintritt, kann auch aus den auf diese Ablenkung zielenden Beobachtungen an einem Samenfaden nur schwer oder auch gar nicht auf eine schwache Ablenkung geschlossen werden.

Thatsächlich beobachtete ich bei keinem der geprüften Stoffe eine zweifellose Anziehung, und wenn es zuweilen schien, als ob die Abkochung von Marchantia in höherer Concentration eine schwache richtende Reizwirkung ausübte, so kam ich doch zu keinem bestimmten Resultate. Denn diese Anziehung, wenn überhaupt vorhanden, war jedenfalls minimal und schien nur bei höherer Concentration einzutreten, bei welcher die in die Capillare gelangenden Samenfäden schnell ihren Tod fanden, während bei größerer Verdünnung des Decocts sicher die Samenfäden sich gegen die Capillarflüssigkeit, wie gegen Wasser verhielten. Es könnte sich also nur darum handeln, ob sich in dem Decocte eine kleine Menge eines Reizmittels fände, und vielleicht gelingt eine Entscheidung besser, wenn die Abkochung nicht, wie die von mir benutzte, aus Thalluslappen mit nur wenigen weiblichen Hüten, sondern allein aus weiblichen Hüten hergestellt wird. Denn in dem Archegonium existirt ja augenscheinlich ein spezifisches Reizmittel der Samenfäden, von dem man freilich nicht wissen kann, ob es in das Decoct übergeht, und wenn, ob es nicht allein in dem Archegonium vorhanden ist.

Der Saft, welcher durch Auspressen der mit etwas Wasser zerstampften Thalluslappen von Marchantia gewonnen war, übte keine deutlichere Anziehung als das Decoct aus; ebenso war keine Reizwirkung zu bemerken, als Schnitte aus dem Thallus von Marchantia in der früher (p. 413) beschriebenen Weise zu den Samenfäden gebracht wurden. Auch gegen die aus gekappten Haaren von Urtica dioica und Heracleum sphondylium hervor-

tretende Masse verhielten sich die Samenfäden von Marchantia indifferent, ebenso gegen die Stoffe, welche sich beim Öffnen aus dem Archegonium von Leptobryum pyriforme und Mnium cuspidatum entleerten. Dieser Umstand zeigt zugleich, dass offenbar nicht mechanische Hemmung in dem aus dem Archegonium von Marchantia entleerten Schleime die Ursache einer Anhäufung der Samenfäden in diesem ist. Zudem lehrt die Beobachtung, dass von den geöffneten Archegonien von Marchantia die Samenfäden direkt angezogen werden.

Hiernach muss also das spezifische Reizmittel der Samenfäden von Marchantia ein Stoff sein, welcher im Pflanzenreich nur vereinzelt oder doch zumeist in einer zu geringen Menge vorkommt, um seine Wirksamkeit auf jene Samenfäden zur Geltung zu bringen.

Da die Spermatozoiden von Radula complanata sich gegen ein Decoct aus Marchantia und ebenso aus Gras wie die Samenfäden von Marchantia verhielten, dürfte wohl dasselbe Reizmittel für die Samenfäden aller Lebermoose gelten.

In Kürze sei nur noch bemerkt, dass ich die Samenfäden von Marchantia polymorpha indifferent fand gegen die auf Seite 411 unter I, II, III genannten Gemische von organischen Säuren, Kohlehydraten und stickstoffhaltigen Körper; ferner gegen Pepton, Fleischextrakt, Salicin, Glycyrrhizin, gegen Grasdecoct und Abkochung von Mutterkorn. Letztere wählte ich, um Trehalose, die im Mutterkorn vorkommende Zuckerart, der Prüfung zu unterziehen.

VII. Chara.

Für Chara lassen zwar schon die Beobachtungen de Bary's eine anziehende Wirkung der geöffneten Eiknospe auf die Samenfäden vermuthen, doch habe ich unter den von mir geprüften Stoffen kein Reizmittel für die Samenfäden von Chara entdeckt.

Wie de Bary[1]) gezeigt, beginnt in der der Empfängnissfähigkeit entgegen gehenden Eiknospe unterhalb des 5 zelligen Körnchens ein Wachsthum der anstoßenden Zone der 5 Hüllschläuche, das endlich dahin führt, dass zwischen diesen sich 5 seitlich geöffnete Spalten bilden, die nach innen in den zur Eizelle führenden Kanal sich fortsetzen. Diesen Kanal, sowie die nach außen führenden Spalten sind mit sehr weicher, klebriger, hyaliner, gallertartiger Masse angefüllt, welche auch außerhalb noch diese Zone der Eiknospe umgiebt. Öffnete sich die Eiknospe, während Samenfäden in dem umgebenden Wasser vorhanden waren, so fanden sich diese nach einiger Zeit sehr reichlich in der besagten Zone. Zum Theil waren

1) Monatsb. d. Berliner Akademie 1871. p. 233.

die Samenfäden in dem außerhalb der Spalten befindlichen gallertartigen Schleime hängen geblieben, zahlreiche waren aber in und durch die Spalten bis in den inneren Kanal eingedrungen, in welchem sie sogar öfters knäuelartig gehäuft gefunden wurden.

Ich suchte nun noch direkt zu verfolgen, wie die aus den sich öffnenden Eiknospen hervortretende Masse auf die Samenfäden wirkt. Diese erhält man leicht in Menge, indem man möglichst reife Antheridien in Wasser zerdrückt, worauf nach 5 bis 20 Minuten Samenfäden den Mutterzellen zu entschlüpfen beginnen und in einem freien Wassertropfen einige Stunden sich in Bewegung erhalten. In dieser rücken mit mäßiger Schnelligkeit diese Samenfäden fort, welche bekanntlich korkzieherartig gewunden und am vorderen Ende mit 2 langen Wimpern besetzt sind[1]).

Um nun die Eiknospe unter meinen Augen sich öffnen zu sehen, stellte ich Pflanzen von Chara fragilis Desv. — auf welche sich alle meine Untersuchungen beziehen — so in einen Cylinder ins Wasser, dass über Wasser, aber in dampfgesättigter Luft sich der Blattquirl befand, welcher dem Öffnen ganz nahe stehende Eiknospen trug. Nach 3 bis 4 Tagen in Wasser gebracht, öffnete sich der vorerwähnte Spalt unterhalb des Körnchens der Eiknospe unter meinen Augen und ich konnte hierbei das Austreten eines hyalinen gallertartigen Schleimes verfolgen, der, wie an dem Wegschieben kleiner Körperchen bemerklich wurde, mindestens 0.02 mm weit aus dem Spalte hervordrang.

Bald war dann eine größere Zahl der im umgebenden Wasser befindlichen Samenfäden in dem Gallertschleime vereinigt, von dem indess zwar eine gewisse, doch keine ansehnliche anziehende Wirkung auf die Samenfäden ausging. Denn während manche der in der Nähe des Schleimes vorbei schwärmenden Samenfäden ihren Weg nach diesem hin änderten, gingen andere indifferent vorbei. Die auf den Schleim treffenden Samenfäden wurden fast sämmtlich festgehalten und so würde selbst ohne eine anziehende Reizwirkung in einiger Zeit eine größere Zahl von Samenfäden hier vereinigt worden sein. Ich möchte auch glauben, dass die Bedeutung des anlockenden Reizmittels hier weniger darin besteht, die Samenfäden bis an den Schleim zu locken, sondern die an diesen gelangten zum Fortschreiten in den Spalt und Binnenkanal bis zur Eizelle zu veranlassen. Ich vermuthe dieses, weil bei der submersen Lebensweise von Chara ein diffundirendes Reizmittel nach dem Austritt aus dem gallertartigen Schleime schnell von dem umgebenden Wasser entfernt wird, und ferner, weil auch dann gut sich Samenfäden in dem Schleime der Eiknospe ansammeln, wenn dessen anziehende Wirkung nicht mehr zu bemerken ist. Es war dieses der Fall, als ich eine geöffnete Eiknospe 2 Tage lang in viel Wasser hielt und nun erst Samenfäden zu derselben brachte. Diese sammelten sich auch

1) Vgl. z. B. die Abbildg. bei Goebel, Grundzüge d. Systematik 1882. p. 65.

jetzt noch sehr reichlich an, ohne dass an irgend einem Samenfaden eine Ablenkung von der Bahn zu bemerken gewesen wäre.

Ist obige Annahme richtig, so hätten wir also hier bis zu einem gewissen Grade ein ähnliches Verhältniss wie bei Marsilia, bei der die Gallerthülle der Makrospore nur zum Festhalten der zufällig auftreffenden Samenfäden dient und die im Schleimtrichter gefangenen, dann beim Öffnen des Archegoniums in dieses durch ein Reizmittel gelockt werden. Bei Chara fiele nur Entleerung des Schleimes und des Reizmittels zusammen, doch ist auch schon vor dem Öffnen die Eiknospe klebrig genug, um eine gewisse Zahl von Samenfäden festzuhalten. Solches Festhalten findet man aber auch zuweilen reichlich an manchen Stellen von Blattstielen und Internodien und überhaupt haften die Samenfäden von Chara leicht in schleimigen Massen. Auch in der Schleimsphäre eines Schnittes aus der Samenschale von Linum usitatissimum waren nach einiger Zeit Samenfäden von Chara reichlich angesammelt, obgleich eine direkt anlockende Wirkung sicher nicht bestand.

Bei den oben mitgetheilten Experimenten drangen die Samenfäden zumeist nicht tief in den Schleim ein, um dann allmählich zur Ruhe zu kommen, und nur ganz vereinzelt kam ein Samenfaden bis in den Spalt zwischen den Hüllschläuchen des Archegoniums. Da ich aber, übereinstimmend mit den Beobachtungen de Bary's, in den stets unter Wasser gebliebenen und unter normalen Verhältnissen befruchteten Eiknospen bis in den Binnenkanal dieser Samenfäden vorfand, so dürfte obiges Resultat wohl eine Folge davon sein, dass der Schleim der in der Luft gehaltenen Eiknospe etwas weniger quellungsfähig war, resp. etwas mehr Widerstand den Samenfäden entgegensetzte.

Da nach der oben mitgetheilten Beobachtung die gleich nach dem Öffnen der Eiknospe vorhandene, wenn auch schwach anziehende Wirkung auf die Samenfäden durch Liegen in Wasser verloren geht, dürfen wir vermuthen, dass auch hier das Reizmittel ein gelöster Körper ist, dessen Natur ich freilich nicht erkennen konnte. Gegen die folgenden, in Glascapillaren von 0.07 bis 0.09 mm Weite zugebrachten Stoffe verhielten sich die Samenfäden von Chara fragilis indifferent: Abkochung von Chara fragilis in verdünntem und concentrirtem Zustand, ebenso gegen Grasdecoct, ferner gegen die auf Seite 411 unter I, II und III aufgeführten Gemische, sowie gegen Fleischextrakt. Auch übte keine anziehende Wirkung der Inhalt der Zelle eines Blattstrahles von Chara aus, der quer durchschnitten zu den Samenfäden gebracht wurde.

VIII. Gameten und Volvocineen.

Von Pflanzen mit nicht different gestalteten Sexualzellen untersuchte ich die Isogameten von Chlamydomonas pulvisculus (Müll.) und Ulothrix zonata, ohne indess eine anziehende Wirkung dieser aufeinander bemerken zu können und ohne unter den geprüften Stoffen einen Körper zu finden, der eine anziehende Wirkung ausübte.

Die Gameten von Chlamydomonas pulvisculus erhält man leicht massenhaft, indem man diese Alge auf nassem Torf cultivirt und diesen dann in Wasser bringt. Die so gewonnenen flinken Gameten copulirten zahlreich, indem sie mit dem hyalinen Vorderende mit der Spitze oder seitlich zusammenstießen und bald zu einem Ganzen sich vereinigten[1]). Dieses Zusammenstoßen scheint aber ganz dem Zufall überlassen zu sein, denn die Gameten steuern ohne jede merkliche gegenseitige Anziehung aneinander vorbei und treffen sich nur, sofern ihre Bahn sie zufällig zusammenführt. Ich versuchte auch noch, ob vielleicht durch das Zusammenwirken vieler Gameten eine Anziehung zu erreichen sei, indem ich in eine dichte Masse dieser Mikrozoosporen einen kleinen Abschnitt aus der Samenschale von Linum usitatissimum brachte und, nachdem viele Mikrozoosporen festgeklebt waren, die umgebenden freien Gameten zum größten Theil wegwusch. Auch jetzt wurden Gameten, die in der Nähe dieser zahlreichen fixirten Mikrozoosporen vorbeischwammen, nicht im mindesten von ihrer Bahn abgelenkt.

Die Ausscheidung eines anziehenden löslichen Reizmittels muss in der That auch nicht sehr vortheilhaft dünken für diese das Wasser durcheilenden Schwärmer, die ja doch sich immer sogleich von dem ausgeschiedenen anziehenden Körper entfernen würden. Bei dem flinken Durcheilen des Wassers, im Verein mit den die Gameten nach gleichem Ziele treibenden phototaktischen Wirkungen des Lichtes ist in der That auch die Wahrscheinlichkeit groß, dass in einem Heere von Mikrozoosporen einzelne zusammenrennen. Dann aber müssen allerdings Einrichtungen geboten sein, welche zunächst ein Festhalten und weiter ein Verschmelzen in der Copulation bedingen, die ja in jedem Falle von ganz spezifischen gegenseitigen Verhältnissen der Contrahenden abhängt. Denn es copuliren ja nur die Gameten derselben Pflanzenart und selbst diese sind copulationsunfähig bei Dasycladus[2]), wenn sie

---

1) Die Pflanze, welche ich als Chlamydomonas pulvisculus (Müll.) bestimme, vollzieht die Copulation wesentlich in der von L. Reinhardt beschriebenen Weise (Botan. Jahresb. 1876. IV. p. 48). — Goroshankin's abweichende Angaben (ebenda 1875. III. p. 31) lassen sich nur dadurch erklären, dass dieser eine andere Pflanze vor sich hatte.

2) Berthold, Bot. Ztg. 1880. p. 650.

von demselben Individuum, bei Acetabularia[1]) und Ulothrix[2]), wenn sie in demselben Gametangium erzeugt wurden. Welche Faktoren hierbei maßgebend sind, lässt sich zur Zeit nicht sagen, wahrscheinlichst ist aber, dass es sich nicht oder wenigstens nicht allein um Consistenz, Klebrigkeit und einfache physikalische Qualität handelt, sondern um gegenseitige Reizwirkungen aufeinander, die in ihrem Zustandekommen und Erfolge naturgemäß dann von der spezifischen Qualität des Organismus abhängen. Als eine solche spezifische Reizwirkung steht ja u. a. auch die Beobachtung Jurányi's[3]) da, nach welcher bei Oedogonium diplandrum der Contact des Samenfadens erst den zur Aufnahme dieses dienenden Empfängnissfleck der Eizelle entstehen lässt. Diese schwierigen hier obwaltenden Fragen hier weiter zu discutiren, kann nicht in meiner Absicht liegen, um so weniger, als doch nur stufenweise durch empirische Beobachtungen einiges Licht in die hier obwaltenden Vorgänge gebracht werden kann.

Bemerken will ich hier nur, dass ich auch an den Mikrozoosporen von Ulothrix zonata[4]), während sie reichlich copulirten, nichts bemerken konnte, was auf eine gegenseitige Anziehung derselben hingewiesen hätte.

Gameten, sowie ungeschlechtliche Individuen von Chlamydomonas pulvisculus schwammen auch völlig indifferent an dem aus dem Archegonium der Farne entleerten Inhalt vorbei. Ebenso übten auf jene und auf die Gameten von Ulothrix zonata keine Anziehung aus Grasdecoct und die auf Seite 411 unter I, II, III genannten Gemische, welche in Capillaren eingefüllt zu diesen Objekten geschoben wurden.

Anschließend soll hier einer Ansammlung in Schleimmassen gedacht werden, die in gewissem Grade auch obige Gameten, in auffallender Weise aber die geschlechtslosen Individuen von Pandorina morum, etwas weniger die von Gonium pectorale und noch weniger die von Chlamydomonas pulvisculus bieten. Letztere Pflanze müssen wir aber dann noch mit Rücksicht auf die Reizbarkeit ihrer Cilien besprechen.

Die oben genannten Volvocineen vertheilen sich im Dunkeln gleichmäßig in der ruhenden Wasserschicht einer Schale, bei einseitiger Beleuch-

---

1) De Bary und Strasburger, ibid 1877. p. 749. Nach den Beobachtungen Strasburger's scheint hier eine Anziehung der untereinander copulationsfähigen Schwärmer aufeinander zu bestehen.

2) Dodel, Jahrb. f. wiss. Bot. 1876. Bd. 10. p. 502.

3) Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74. Bd. 9. p. 17.

4) Über die Copulation dieser Mikrozoosporen vgl. Dodel, Jahrb. f. wiss. Bot. 1876. Bd. 10. p. 492. — Die Pflanze ist in Bächen um Tübingen häufig, und so stand mir reichlichstes Material zur Verfügung, indem ich im Frühjahr einige der Algen tragenden Steine nach Hause transportiren ließ. In einem kühlen Zimmer war dann öfters der ganze Lichtrand der Schale mit einem aus Zoosporen bestehenden grünen Saume nach 12 bis 24 Stunden überzogen.

tung aber führt die phototaktische Reizbarkeit Ansammlungen am Licht- oder Schattenrand herbei. Nach letzterem sind diese Volvocineen, sowie die Schwärmsporen[1]), durch genügend intensives Licht immer zu treiben, bei Abschwächung des Lichtes wandert dann aber Pandorina zumeist zeitiger dem Lichte entgegen als das auf niedrigere Lichtintensität gestimmte Gonium, so dass auf diese Weise, wenigstens in dem von mir benutzten Materiale, beide Arten fast gänzlich von einander getrennt werden konnten.

In jeder fortschreitenden Bewegung geht bekanntlich bei den mit 2 Wimpern versehenen Schwärmern, und so auch bei Chlamydomonas das bewimperte Ende voraus. Ebenso trifft dieses zu für das aus 16 Individuen gebildete viereckige Täfelchen von Gonium pectorale, das sich während seiner fortschreitenden Bewegung abwechselnd links und rechts um seine senkrecht auf der Fläche des Täfelchens stehende Hauptachse dreht, die zugleich die Bewegungsachse der Colonie ist[2]). Bei denjenigen Colonien von Pandorina morum, welche deutlich ellipsoidisch gestaltet sind, fällt die längere Achse des Ellipsoides mit der Bewegungsrichtung zusammen oder ist auch gegen diese etwas geneigt, so dass jene Ellipsoidachse, da auch der Körper von Pandorina um seine Achse rotirt, eine schraubige Fläche beschreibt. So wenigstens liegt die Sache, wenn Pandorina völlig frei schwimmt, während beim Anstoßen häufig Überschlagungen vorkommen.

Bringt man in ein Schälchen, dessen flache Wasserschicht reichlich Pandorina morum enthält, einen Quittensamen, so bemerkt man um den hervorgequollenen Schleim dieses bald einen grünen Saum, der von festgehaltener Pandorina herrührt, und unter Umständen kann der bei weitem größte Theil der im Wasser vorhandenen Exemplare auf diese Weise gefangen werden. Dasselbe ist auch unter dem Mikroskop zu verfolgen, indem man ein Stückchen der Samenschale des Leins oder der Quitte unter Deckglas giebt, das behufs freierer Bewegung von Pandorina auf Papierstreifchen gelegt ist. Hier ist nun leicht zu sehen, dass nur die Exemplare in den Schleim gerathen, deren Bewegungsbahn sie ohnehin dorthin führt, von irgend einer anlockenden Wirkung aber keine Rede ist. Freilich macht es im ersten Augenblick den Eindruck, als ob der Schleim wie ein Anziehungscentrum wirkte, doch das ist ja begreiflich, wenn, wie es besonders bei Beginn des Versuches zutrifft, fast jede anstoßende Pandorina haften bleibt, also nach dem Schleime viele, von diesem hinweg fast keine Exemplare steuern[3]).

---

1) Vgl. Strasburger, Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen 1878. p. 22.

2) Vgl. Cohn, Nova Acta Academ. Cäsar. Leopold. 1854. Bd. 24. Abth. 1. p. 180.

3) Mit der Sistirung der Bewegung von Pandorina hört natürlich die Ansammlung auf; so z. B. wenn man etwas Chloroform zugiebt. Auch wenn man soviel Salpeterlösung zusetzt, dass die Flüssigkeit etwa $1/2$ Proz. enthält, ist die Bewegung von Pandorina nach

Pandorina sammelt sich also aus dem gleichen Grunde in dem Schleime an, wie die Samenfäden von Marsilia in der Gallerthülle der Makrospore dieser Pflanze. Da also nur das Auftreffen auf den Schleim entscheidend ist, so ist klar, dass alles, was dieses begünstigt, auch die Ansammlung begünstigt und dass diese z. B. beschleunigt wird, wenn man durch entsprechende Drehungen der Schale oder des Objektträgers die phototaktisch empfindliche Pandorina auf einer den Schleimkörper treffenden Bahn hin und zurück wandern macht.

Ebenfalls nur das mechanische Festhalten bewirkt, dass in einer 0.2 bis 0.4 mm weiten Capillare, die mit dickem Traganthschleim gefüllt zur Pandorina gebracht wird, eine gewisse Ansammlung dieser eintritt. Eine solche erzielt man aber auch z. B., indem man unter Deckglas ein minimales Stückchen von Jod bringt, um das herum sich dann eine Sphäre der durch Tödtung festgehaltenen Pandorina bildet.

Die reichliche Ansammlung in schleimigen Massen beruht darauf, dass diese verhältnissmäßig leicht die fortschreitende Bewegung von Pandorina hemmen und aufheben. Die Wimpern bewegen sich sofort mit dem Eintritt in den einen mechanischen Widerstand bietenden Schleim viel langsamer und vermögen die relativ schwere Colonie wohl noch etwas hin und herzuschieben, ohne dass, wenigstens zumeist, die Bewegungskraft ausreicht, sie dem Schleime zu entreißen. Dies gelingt gewöhnlich auch nicht, wenn in dichtem Schleime zeitweise die Wimpern ruhen, um dann mit frischen Kräften ihre Bewegung aufzunehmen.

Die im Verhältniss größere Bewegungskraft erklärt zur Genüge, warum z. B. die flinkeren Schwärmer von Ulothrix oder Infusorien in demselben Schleime weniger oder nur ausnahmsweise festgehalten werden. Reichlicher dagegen sammelt sich wieder Gonium pectorale im Leinsamen- und Quittenschleim, und wenn es sich allmählicher anhäuft als Pandorina, so beruht dieses wenigstens zum Theil darauf, dass seine Bewegung langsamer ist und somit relativ seltener Exemplare an den Schleim anstoßen.

Bei Chlamydomonas pulvisculus kommt noch ein anderes Moment in Betracht, nämlich eine Reizbarkeit der Wimpern, welche auch für die Ansammlung in Schleim Bedeutung hat. Die Wimpern dieser Pflanze sind nämlich gegen verschiedene Einflüsse, so für Contact mit festen und weichen Körpern, und für einen schnellen Übergang in concentrirtere Lösung empfindlich und zwar hat der Reiz zur Folge, dass, während die Bewegungsthätigkeit plötzlich sistirt wird, die zwei Wimpern von anderthalbfacher Körperlänge sich gerade strecken. In einem spitzen Winkel divergirend, verharren die Wimpern eine bis höchstens einige Sekunden in dieser Ruhe-

einiger Zeit so weit gehemmt, dass sich die meisten Exemplare zu Boden setzen. Ebenso erreicht man dieses durch Einbringen in destillirtes Wasser, dessen schädlicher Einfluss auf Schwärmsporen schon durch Strasburger bekannt ist.

lage, um dann ihre frühere Bewegung wieder aufzunehmen. Durch dieses Ausstrecken prallt aber Chlamydomonas zurück, insbesondere wenn sich die Wimpern dabei gegen einen festen Körper stemmen, und mit diesem Zurückprallen wird gewöhnlich eine gewisse Drehung der Hauptachse erreicht, die mit der Achse der fortschreitenden Bewegung zusammenfällt. Dann steuert, mit Wiederaufnahme der Bewegung, Chlamydomonas nach entsprechend anderer Richtung, und wenn er auch jetzt wieder den als Reiz wirkenden Körper treffen sollte, so wiederholt sich dasselbe Spiel und so ist die Wahrscheinlichkeit groß, dass endlich Chlamydomonas dem ihn reizenden Gegenstand ausweicht.

Dass die Wimpern sensibel sind, erkennt man, wenn man das Anstoßen an Fäden, Papierstreifchen oder irgend welche feste Körper verfolgt. Denn dann ist oft klar zu sehen, wie die Reizung erfolgt, während nur die Wimpern den fremden Gegenstand berühren, der Körper von Chlamydomonas aber bis zu seinem eigenen Durchmesser von dem als Reiz wirkenden Gegenstand absteht.

Wie durch einen festen Körper, erfolgt die Reizung aber auch durch den Schleim von Leinsamen, Traganth u. s. w., sowie durch Lösungen von arabischem Gummi, Zucker, Salpeter u. s. w. Bringt man z. B. an den Rand des Deckglases ein Stückchen Zucker, so gerathen die nach diesem hinsteuernden Individuen von Chlamydomonas in die unter das Deckglas dringende Lösung dieses Stoffes und zucken gereizt zusammen, noch ehe sie den Rand des Deckglases erreichen. Ebenso kann man aus dem Zusammenzucken von Chlamydomonas in der Nähe der Öffnung von Glascapillaren, die concentrirtere Lösung von Salpeter, Zucker oder anderen Stoffen enthalten, ersehen, dass der Übergang in ein concentrirtes Medium allgemein als Reiz wirkt. Diese Reizung erfolgt aber in verschiedener Entfernung von der Capillare, und hiermit ist also die individuell verschiedene Empfindlichkeit von Chlamydomonas angezeigt.

Außer Contact und Concentration wirken offenbar verschiedene äußere Einflüsse, aber nur durch ihren Wechsel, als Reiz auf Chlamydomonas. Denn wenn z. B. die Wimpern an einem festen Körper haften bleiben, so beginnen sie gleich nach der Reizung wieder ihre Bewegungen[1]), die sie nun dauernd fortsetzen, und in einer 6 prozentigen Lösung von arabischem Gummi bewegte sich Chlamydomonas verlangsamt, aber dauernd weiter, obgleich diese Lösung diejenigen Individuen reizte, welche aus Wasser in sie steuerten. Es ist also hier der Wechsel als solcher ein Reiz, in analoger Weise, wie z. B. bei Mimosa eine plötzliche starke Schwankung der Beleuchtung oder der Temperatur, nicht aber ein langsamerer Übergang, eine Reizbewegung auslösen kann.

1) Auf diesem Umstand, der Gewöhnung an den Reiz, beruht es offenbar auch, dass sich Chlamydomonas mit fortdauernder Bewegung in einem Gewirr von Baumwollenfäden herumtreiben kann, in welchem die Wimpern sehr oft anstoßen müssen.

Das nicht seltene Zusammenzucken der unter Deckglas befindlichen Individuen von Chlamydomonas wird offenbar durch Berührungsreize veranlasst, denn wenn man in einem Glasschälchen frei schwimmende Exemplare beobachtet, erfolgt oft minutenlang keine Reizung. Gelegentlich tritt freilich diese ohne wahrnehmbare äußere Ursache ein. Da aber eine der Beobachtung entgangene Ursache immerhin denkbar wäre, so muss ich dahin gestellt sein lassen, ob vielleicht zuweilen Chlamydomonas autonom, d. h. durch innere Vorgänge gereizt, zusammenzuckt, was ja sehr wohl möglich ist und in analoger Weise gelegentlich bei Mimosa pudica und, häufig wiederkehrend, bei manchen Infusorien eintritt.

Das beschriebene Zusammenzucken bei Annähern an Leinsamen- oder Quittenschleim bewahrt häufig Chlamydomonas vor dem Festrennen in dem Schleime, aus welchem sich diese Pflanze übrigens auch relativ leichter herausarbeitet als Pandorina. Immerhin bleiben eine Anzahl Individuen in dem aus einem Schnittchen der Samenschale des Leins hervorquellenden Schleime kleben, und mit der Zeit entsteht so in diesem eine Anhäufung von Chlamydomonas pulvisculus. Schwieriger noch werden die flinkeren Gameten dieser Pflanze in dem dichteren Schleime festgehalten, und eine größere Zahl jener konnte ich nur fixiren, indem ich in ein sehr dichtes Gewimmel derselben ein Leinsamenstückchen brachte.

Ein vorübergehendes Stillstehen der Wimpern in Folge der Reizung ist mir, außer für Chlamydomonas pulvisculus, für andere vegetabilische Organismen nicht bekannt, denn z. B. die Samenfäden der Farne, der Marsilia, der Moose, der Chara, sowie die Schwärmer von Ulothrix, Cladophora, die ungeschlechtlichen Individuen von Gonium, Pandorina u. s. w. stehen in ihrer Bewegung bei Contact mit anderen Körpern nicht stille; dagegen ist bei den Infusorien ein vorübergehender Stillstand der gereizten Wimpern häufiger[1]). Empfindlich gegen verschiedene Reize, ohne dass diese gerade vorübergehenden Stillstand der Bewegung erzielten, dürften aber die Wimpern pflanzlicher Organismen allgemeiner sein. Denn die für die Samenfäden der Farne wahrscheinliche Sensibilität gegen Berührung (p. 371) wird wohl auch für andere Samenfäden und Schwärmzellen gelten, und vermuthlich sind die Wimpern noch in manchen andern, wenn auch nicht in allen Reizen die percipirenden Organe.

IX. Rückblick und Hinweis auf andere Fälle.

Ein Rückblick auf die gewonnenen Erfahrungen lehrt, dass in allen untersuchten Fällen die Samenfäden durch einen ausgeschiedenen Stoff,

1) Vgl. z. B. Perty, Zur Kenntniss kleinster Lebensformen 1852. p. 115.

durch einen chemischen Reiz zu der Eizelle gelockt werden, und es muss wahrscheinlich dünken, dass solches in allen oogamen Befruchtungsvorgängen geschieht, doch wird sich diese Vermuthung erst durch ausgedehnte Untersuchungen zur Gewissheit erheben lassen. Der Mangel einer anziehenden chemischen Reizwirkung bei den copulirenden Zoosporen von Chlamydomonas und Ulothrix, den einzigen von mir in dieser Hinsicht untersuchten Isogameten, wird wohl auch für viele andere Fälle der Copulation beweglicher Isogameten zutreffen, dürfte aber kaum allgemein für diesen Befruchtungsvorgang gelten. In der That deuten Beobachtungen an Acetabularia (p. 442 Anmerkung) auf eine gegenseitige Anziehung der copulationsfähigen Schwärmer hin, und unten sollen noch Beispiele genannt werden, in denen der weibliche Schwärmer, nachdem er zur Ruhe gekommen, augenscheinlich eine anlockende Reizwirkung auf die männlichen Schwärmzellen ausübt. Wir müssen überhaupt nicht vergessen, dass im Pflanzenreich, wie im Thierreich, zur Erreichung des gleichen physiologischen Zweckes Mittel verschiedener Art zur Anwendung kommen, und wenn dieses schon hinsichtlich der Befruchtungsvorgänge für die Phanerogamen gültig ist, bei denen ja bekanntlich die mannigfachsten Einrichtungen bestehen, um mit oder ohne Insektenhilfe den Blüthenstaub auf die Narbe zu spediren, so dürfen wir um so mehr eine Mannigfaltigkeit behufs Vereinigung der Sexualelemente für die Cryptogamen erwarten, deren Befruchtungsvorgänge eine weit größere Mannigfaltigkeit darbieten.

Die uns bekannt gewordenen chemischen Reize dienten immer nur dazu, die ohnehin schon in die Nähe kommenden selbstbeweglichen Sexualelemente zu der und in die Eizelle zu locken, und zu Fernwirkungen, zum Herbeilocken aus großer Entfernung sind diese Reize auch der Natur der Sache nach nicht geeignet. Wo es sich um Herbeiziehen der männlichen Sexualelemente aus größerer Entfernung handelt, müssen andere Mittel dienstbar sein, die indess für die Cryptogamen noch sehr wenig beachtet und erforscht sind und auf die ich hier nicht einzugehen beabsichtige, da ich speziell die chemischen Reizwirkungen ins Auge fasste. Übrigens sind diese in der Nähe wirksamen, zur Anlockung der beweglichen Sexualzellen bestimmten chemischen Reize uns sowohl für Landpflanzen, als für Wasserpflanzen bekannt geworden.

Die Anlockung der Sexualzellen wird durchaus nicht durch ein allgemeines Reizmittel besorgt, vielmehr erweist sich die Empfindlichkeit jener durchaus spezifisch different und gegen die Äpfelsäure, welche für die Samenfäden der Farne, gegen Rohrzucker, der für die Samenfäden der Moose das wirksame Agens ist, verhielten sich in allen untersuchten Fällen die Samenfäden anderer Gruppen indifferent. So dürfen wir also auch vermuthen, dass die ihrer Natur nach noch nicht erkannten Reizmittel der Samenfäden von Marsilia, Lebermoosen und Chara chemisch verschiedene

Stoffe sind. Da aber innerhalb derselben Gruppe, wenigstens bei Farnen und Laubmoosen, derselbe Stoff als Reizmittel dient, so ist so viel hieraus zu entnehmen, dass eine spezifische Empfindlichkeit nicht ausgebildet wurde, um die Bastardirung zwischen nähe stehenden Pflanzen zu vermeiden.

Die gewonnenen Thatsachen über chemische Reizwirkungen behufs Vereinigung von Sexualzellen sind naturgemäß nur die Grundsteine dieses Themas, das durch weitere Forschungen mannigfache Ausmalung und Erweiterungen erfahren wird. Aus den meist nur ganz beiläufig in dieses Gebiet schlagenden Bemerkungen ist zu wenig zu entnehmen, um zu weiterer Discussion herauszufordern. Ich beschränke mich deshalb auch nur darauf, in folgendem einige Fälle zu erwähnen, in denen chemische Reize bei der Zusammenführung der Sexualzellen mitzuspielen scheinen. Mit diesen Beispielen möchte ich nur zeigen, dass offenbar solche chemische Reizwirkungen verbreitet sind, und es liegt deshalb durchaus nicht in meiner Absicht, alle in der Literatur zerstreuten Angaben zu sammeln, welche mit mehr oder weniger Wahrscheinlichkeit eine chemische Reizwirkung auf Sexualelemente vermuthen lassen.

Wohl die ersten sicheren Beobachtungen, in denen eine Anziehung der Samenfäden vorliegt, wurden für Fucus von Thuret[1]) mitgetheilt, der einen Trieb der Samenfäden, sich nach der Eizelle zu wenden, annimmt. Ich bedaure, in letzter Zeit keine Gelegenheit gehabt zu haben, dieses offenbar ausgezeichnete Objekt zu untersuchen, um dessen Eizellen Spermatozoen sich so reichlich sammeln und herumtummeln, dass sie die verhältnissmäßig sehr große Eizelle in Rotation setzen. Übrigens muss hier das anziehende Reizmittel schon vor der unmittelbaren Entleerung der Eizellen ausgeschieden werden, da nach Thuret die Samenfäden auch schon um die innere Wandschicht des Oogoniums sich reichlichst häufen, wenn diese aus der gesprengten äußeren Oogoniumwand hervortritt.

Die Thatsache einer massenhaften Ansammlung von Samenfäden in der Öffnung des Oogoniums wurde von Pringsheim[2]) für Vaucheria beobachtet, und ohne anziehende Reizwirkung ist es auch nicht denkbar, dass, wie Cohn[3]) fand, so zahlreiche Samenfäden zu den Eizellen von Sphaeroplea durch die kleinen Löcher dringen, welche sich in der Wand der die Eizellen beherbergenden Zelle bilden.

Die Beobachtungen Berthold's[4]) an Ectocarpus siliculosus lehren uns einen Fall kennen, in welchem die Eizelle offenbar erst in einem gewissen Entwicklungsstadium eine chemische Reizwirkung auf die männlichen Sexualzellen ausübt. Denn erst, wenn die Eizelle, die zuvor als

1) Annal. d. scienc. naturell. 1854. IV. Sér. Bd. 2. p. 210.
2) Befruchtung und Keimung d. Algen 1855. p. 8.
3) Annal. d. scienc. naturell. 1856. IV. Sér. Bd. 5. p. 202.
4) Mittheilg. a. d. zoolog. Station zu Neapel 1881. Bd. 2. p. 405.

Schwärmzelle sich herumtrieb, zur Ruhe kam, eilen von allen Seiten zu ihr die männlichen Schwärmzellen. Ähnliche Verhältnisse sind auch für Cutleria nachgewiesen[1]).

Bei Oedogonium werden offenbar die Samenfäden durch Reizwirkung in das Oogonium gelockt und bei den Zwergmännchen bildenden Oedogonien dürfte eine locale besondere Wirkung erzielen, dass sich die Androsporen an bestimmten Stellen in der Nähe des Oogoniums festsetzen[2]).

Mit einiger Wahrscheinlichkeit ist wohl darauf zu rechnen, dass auch im Thierreich es Fälle giebt, in welchen die Samenfäden durch eine anziehende Reizwirkung zu der Eizelle gelockt werden. Untersuchungen in dieser Richtung sind mir unbekannt und es ist eben nur Vermuthung, wenn Hensen[3]) zu der Annahme neigt, dass solche anziehende Wirkung nicht bestehen möchte. Ebenso ist das negative Resultat nichtssagend, das mir ein Versuch mit den Samenfäden des Ochsen ergab, die, in 1 prozentiger Chlornatriumlösung schwimmend, durch die in einer Glascapillare zugeschobene Fleischextraktlösung nicht angezogen wurden.

X. Spaltpilze.

Chemische Reize veranlassen nicht nur bei Sexualzellen locomotorische Richtungsbewegungen, sondern auch in anderen Organismen, um diese zu geeigneten Ernährungs- und Existenzbedingungen zu führen. Näher untersucht habe ich in dieser Hinsicht die Spaltpilze, welche gutes Nährmaterial dahin reizt, nach der reichlicheren und besseren Nahrung sich zu bewegen. Auch die Schwärmsporen von Saprolegnia werden durch Reizmittel zu animalischen Organismen geführt, und spezifisch differente chemische Reize dienen vielleicht vielfach dazu, Schwärmzellen von Parasiten zu ihrem Wirthe zu leiten.

Die Anhäufung von Bacterien um organische Bissen ist oft zu auffällig, als dass sie übersehen werden konnte, und Ehrenberg[4]) sprach auch die Vermuthung aus, dass solche Ansammlungen durch ein Drängen dieser Organismen nach Nahrungsstoff zu Wege kämen. Das Zusammenwandern scheint aber weder von Ehrenberg, noch von Cohn[5]) verfolgt worden zu sein und so lässt sich nicht entscheiden, ob die im gegebenen Falle nach

1) Reinke, Nov. Acta d. Leopold Akadem. 1878. Bd. 11. p. 67; Falkenberg, Mittheilg. d. zool. Station in Neapel Bd. 1. p. 426.

2) Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. 1858. Bd. I. p. 40.

3) In Hermann's Handbuch d. Physiologie 1881. Bd. 6. Abth. 2. p. 244.

4) Die Infusionsthiere als vollkommene Organismen 1838. p. 89.

5) Beiträge zur Biologie d. Pflanzen 1872. Bd. 1. Heft 2. p. 142.

längerer Zeit beobachtete Anhäufung durch ein Zusammenströmen der Bacterien oder durch die unter günstigen Bedingungen bekanntlich sehr schnelle Vermehrung dieser veranlasst war. Dass auch auf letzterem Wege ansehnliche Zusammenhäufung von Bacterien entsteht, ist bekannt[1].

Thatsächlich bewegen sich aber Bacterien nach guter Nahrung hin, die auf sie in analoger Weise einen anlockenden Reiz ausübt, wie das Bedürfniss nach Sauerstoff, welches schwärmende Spaltpilze an die Oberfläche von Flüssigkeiten steigen, um Luftblasen sich sammeln, überhaupt nach den Orten sich bewegen macht, an welchen ihnen genügend Sauerstoff geboten wird[2]. Auch darin stimmt die Wirkung von Sauerstoff und Nährmaterial überein, dass beide zum Unterhalt der Bewegung nöthig sind, die mit der Entziehung sowohl des Sauerstoffs, als auch der Nahrung erlischt und in guter Nahrung lebhafter als in schlechter Nahrung ist.

Meine Untersuchungen über die anlockende Reizwirkung von Nährstoffen wurden mit Bacterium termo, dem gewöhnlichen Fäulnissbacterium, und mit Spirillum undula ausgeführt.

Wo nicht ausdrücklich anderes bemerkt ist, war das zu meinen Versuchen dienende Material von Bacterium termo gewonnen, indem eine durch Eintauchen in kochendes Wasser getödtete Erbse mit 100 ccm Wasser übergossen der Fäulniss überlassen wurde. Waren dann nach 1 bis 2 Tagen genügend Bacterien gebildet, so wurde zur Entfernung zusammengehäufter Massen von Spaltpilzen durch gröberes Papier filtrirt und die Flüssigkeit direkt oder auch nach weiterer Verdünnung mit Wasser benutzt. Von dem in der Flüssigkeit enthaltenen Bacterium termo befand sich immer ein guter Theil im Schwärmzustand. In diesem rückt bekanntlich dieser winzige Organismus, ohne seinen Körper zu wenden, abwechselnd vorwärts und rückwärts, bald langsamer, bald schneller schießend, wahrscheinlich unter dauernder Drehung um seine Achse. Zeitweise tritt dann eine Pause der Bewegung ein, nach der das inzwischen ruhig gelegene Bacterium wieder fort schießt und natürlich endlich zu fernen Punkten gelangen kann, wenn seine hin und hergehende Bewegung einseitig gefördert wird.

Spirillum undula, das in einer Flüssigkeit mit faulenden Algen entstanden war, cultivirte ich weiterhin in Wasser, dem ein Stückchen eines Regenwurms zugegeben war. Zunächst erschien neben Spirillum reichlich Bacterium termo, nachdem aber die Fäulniss in einigen Tagen weiter vorgeschritten war, fand sich relativ sehr viel Spirillum undula in der Flüssigkeit. Nur wenn dieses erreicht war, wurde die Flüssigkeit filtrirt und benutzt, da eine zu große Menge von Bacterium termo störend in die auf das Verhalten von Spirillum abzielenden Versuche eingreifen kann.

1) Vgl. z. B. Zopf, in Schenk's Handbuch d. Botanik 1883. Bd. 3. p. 22.

2) Diese Wanderung der Bacterien aus Sauerstoffbedürfniss ist schon länger bekannt (vgl. Cohn, l. c., p. 143), aber erst in neuerer Zeit ausführlich von Engelmann untersucht.

Der zwischen 7 bis 18 Mikromill. lange schraubenzieherförmige Körper dieses Spirillum beschreibt $^1/_2$ bis 3 Windungen und trägt an jedem Pole eine Wimper, über deren Existenz Cohn [1]) im Zweifel blieb, mit dessen Abbildung und Beschreibung übrigens unser Organismus übereinstimmt. Um seine Körperachse sich drehend, schießt ein solches Spirillum mit relativ großer Schnelligkeit eine Strecke weit fort, ruht dann einen Augenblick oder etwas länger, um wieder in der bisherigen Richtung oder auch zurückkehrend ein Stück weit fortzueilen. Hier und da bleibt auch ein Spirillum mit einem Wimperende haften und führt, in dem Streben sich loszureißen, intermittirend lebhafte zappelnde und kreisende Bewegungen aus.

Indem ich kurz die von mir angewandten Formen skizzire, will ich in keiner Weise für ihr Artenrecht eingetreten sein und wende mich nun zu der weiteren Versuchsanstellung. Diese bestand wieder darin, dass 0.025 bis 0.05 mm weite Glascapillaren mit der zu prüfenden Flüssigkeit zugeschoben wurden. Dabei wurde, mit Rücksicht auf das Sauerstoffbedürfniss der Bacterien, darauf gesehen, dass die Versuchsflüssigkeit mit Luft gesättigt war und in der Capillare nur eine etwa 2 bis 3 mm lange Strecke ausfüllte, durch welche der etwa 4—6 mm lange luftführende Raum abgesperrt war.

In der Ausführung empfiehlt es sich, um ein in die Augen springendes Resultat zu erhalten, eine Flüssigkeit mit nicht zu viel, aber auch nicht zu wenig Bacterien zu nehmen. Legt man dann ein nur kleines Deckglas auf Papierstückchen, so tritt in längerer Zeit kein solcher Sauerstoffmangel ein, dass die Bacterien in ansehnlichem Maße nach dem Rande des Deckglases wandern. Übrigens müssen auch Wasserströmungen in der Bacterienflüssigkeit vermieden werden, wenn man eine Ansammlung dieser kleinen Organismen um die Capillare gut beobachten und beurtheilen will.

Bringt man zu dem so beschickten Präparate eine Glascapillare, in die Regenwasser oder die Bacterienflüssigkeit gefüllt ist, nachdem in dieser durch Kochen alle Organismen getödtet, Luft durch Schütteln nach dem Erkalten aber wieder zugeführt wurde, so zeigt Spirillum undula gar keine Neigung in die Capillare zu steuern, und nur vereinzelt verirrt sich in diese einmal ein Exemplar dieses Spaltpilzes. Bacterium termo hingegen dringt häufiger in die Capillare, erreicht aber in derselben, auch wenn diese sterilisirte Bacterienflüssigkeit enthält, zumeist nicht eine gleiche Dichte wie in der Außenflüssigkeit. Nach kürzerer Zeit hat sich dann wohl eine kleinere Anzahl von Spaltpilzen, von ihrem Sauerstoffbedürfniss getrieben, an der Grenze des Luftraums in der Capillare gesammelt. Doch kann diese Ansammlung zu Irrthümern keine Veranlassung geben, da sie gering ist, gegenüber den durch anlockende Nährstoffe erzielten Ansammlungen, welche zudem, wie wir hören werden, auch eine Anhäufung im Capillarmund erzielen. Die anziehende Wirkung der Nährmedien wird, wie schon hier

1) L. c. p. 181.

bemerkt sein mag, immer etwas durch die in der Bacterienflüssigkeit vorhandenen Nährstoffe herabgedrückt, da diese Organismen, analog wie die Samenfäden der Farne, nur nach Maßgabe des Unterschiedes beider Reize reagiren. Deshalb war es auch geboten, dass die Außenflüssigkeit nur stark verdünntes Nährmaterial enthielt, das aber nicht ganz fehlen durfte, um die Bacterien bewegungstüchtig zu erhalten.

Sehen wir uns nun den Erfolg an, der beobachtet wird, wenn eine Glascapillare mit 1 prozentiger Fleischextrakt-[1]) oder 1 prozentiger Asparaginlösung zu Bacterium termo geschoben wird, das in nicht zu geringer Menge unter dem Deckglas vorhanden ist. Sogleich schießen die der Capillarmündung nahen Bacterien rascher herum und eilen nach der Capillaröffnung, in die ein Theil dieser Organismen eindringt, während sich zugleich eine Sphäre lebhaft schwärmender Spaltpilze um den Capillarmund bildet. Aus dieser Schwärmsphäre, die durch neu hinzueilende Individuen schnell vermehrt wird, dringen fortwährend Bacterien in die Capillare ein und nach $^1/_2$ bis 1 Minute kann in dieser, wie um deren Mund herum schon eine recht ansehnliche Ansammlung vorhanden sein. Diese Ansammlung ist unter Umständen 2 bis 5 Minuten nach Beginn des Versuches so weit gestiegen, dass in der Capillare nahe an der Öffnung dieser, ein förmlicher Pfropf von Bacterien gebildet ist, während inzwischen, in Folge der fortgeschrittenen Diffusion des Fleischextraktes oder des Asparagins, die Schwärmsphäre ausgedehnter und weniger dicht wurde.

Die dichteste Anhäufung der Bacterien rückt gewöhnlich mit der Zeit etwas tiefer in die Capillare und befindet sich nach 8 bis 10 Minuten vielleicht $^1/_4$ bis $^1/_2$ mm entfernt von der Öffnung. Von Anfang an haben sich aber auch in der ganzen Capillarflüssigkeit Spaltpilze verbreitet, die, durch den relativen Sauerstoffmangel veranlasst, nach 5 bis 10 Minuten eine zweite Anhäufung am oberen Ende der Capillarflüssigkeit, also an der Sauerstoff liefernden Luftblase in der Capillare bilden. Dieses zweite Maximum kann mit der Zeit sehr prononcirt und sogar die dichteste Ansammlung in der Capillare werden, in welcher endlich die Bacterien öfters lebhafter bewegt als irgendwo sonst in der Capillare sind, weil in dieser Mangel an Sauerstoff eintrat, der von jener Luftmenge in der Capillare aus der angrenzenden Flüssigkeit geliefert wird. So lange aber Sauerstoffmangel nicht eintrat, sind die Spaltpilze in der Capillarflüssigkeit viel lebhafter bewegt als zuvor in der Außenflüssigkeit. Wohin übrigens Fleischextrakt oder Asparagin diffundirt, wird gleichfalls eine Beschleunigung der Bewegung, ein sehr flinkes Herumschießen des Bacterium termo erreicht, und dieses um so mehr, je weniger Qualität oder Quantität des Nähr-

[1]) Der prozentische Gehalt bezieht sich immer auf Fleischextrakt von der üblichen Extraktconsistenz. Eine Bestimmung der Trockensubstanz führte ich nicht aus, da es stets nur auf annähernde Angabe der Concentration ankommt.

materials zuvor den Bacterien gestattet hatte, ihre größtmögliche Bewegungsschnelligkeit anzunehmen.

Dieses Einschwärmen von Bacterium termo (und auch von Spirillum) spielt sich nicht in jedem Versuche in ganz derselben Weise ab, da auch hier, so gut wie bei dem Eindringen der Samenfäden der Farne, gewisse Modificationen durch verschiedene Umstände herbeigeführt werden können, die hier nicht weiter discutirt werden sollen. Die allmähliche Ausdehnung der Anziehungssphäre und damit die Erweiterung der Schwärmsphäre um die Capillaröffnung ist die naturgemäße Folge der fortschreitenden Diffusion des Reizmittels, und dem entsprechend wird die Schwärmsphäre auch wieder dichter und auf kleineren Raum zusammengedrängt, wenn man die Flüssigkeit unter Deckglas durch Bacterien enthaltende Versuchsflüssigkeit verdrängt.

In Versuchen mit Spirillum undula spielt sich Ansammlung und Einschwärmen in analoger Weise ab, wenn eine Capillare zugeschoben wird, die mit einer 1 Proz. Fleischextrakt oder 1 Proz. Asparagin enthaltenden Flüssigkeit gefüllt ist. Der größeren Bewegungsschnelligkeit halber schießt Spirillum schneller zusammen, als Bacterium termo und eine zu deutlicher Anhäufung genügende Menge des in kürzerer Zeit größere Strecken durcheilenden Spirillum gelangt auch dann in den Bereich der Anziehungssphäre der Capillaröffnung, wenn dieser Organismus spärlicher in der Versuchsflüssigkeit sich vorfindet. Die Ansammlung in der Capillare gestaltet sich übrigens zu Anfang und im Verlaufe des Versuches mit Spirillum ähnlich wie mit Bacterium termo. Auch wird die Intensität der Bewegung des Spirillum durch den zugeführten Nährstoff in hohem Grade gesteigert.

Immer sammelt sich nur ein Theil der im Gesichtsfeld vorhandenen Spaltpilze in der Capillare, und wenn von Spirillum undula sich auch relativ viel mehr in der Capillare vereinigen, als von Bacterium termo, so bleibt doch diese Anhäufung von Spirillum prozentisch zurück hinter der Ansammlung der Samenfäden der Farne in einer Äpfelsäure enthaltenden Capillare. Die verhältnissmäßig ansehnlichere Zusammenführung von Spirillum ist offenbar wesentlich bedingt durch die schnellere Bewegung und den Umstand, dass alle oder nahezu sämmtliche der im Gesichtsfeld befindlichen Individuen bewegt zu sein pflegen, sofern die Culturflüssigkeit nicht allzu arm an Nährmaterial ist und Sauerstoff nicht mangelt. Von Bacterium termo ist aber immer eine erhebliche Zahl nicht im Schwärmzustand und deshalb unfähig, nach der Capillare zu steuern, außerdem ist eine oft erhebliche Zahl von Individuen nur zu geringerer Bewegung befähigt und scheint dann, so wie die langsam bewegten Samenfäden von Moosen, in geringerem Grade erfolgreich durch das zu locomotorischer Richtungsbewegung anregende Reizmittel afficirt zu werden.

Einmal in die Capillare oder in die Schwärmsphäre um deren Öffnung gelangt, verhalten sich beide Arten von Spaltpilzen analog wie die Samen-

fäden der Farne (vgl. p. 375), d. h. einzelne Individuen enteilen gelegentlich der Capillare und der Anziehungssphäre um diese, die meisten aber prallen bei solchem Versuche in der Nähe der Öffnung der Capillare zurück, um wieder in diese zurückzusteuern. Dieses Zurückprallen ist der schnelleren Bewegung halber auffälliger bei Spirillum undula, übrigens auch bei Bacterium termo sehr deutlich wahrzunehmen. Mit Rücksicht auf das bei Besprechung der Samenfäden der Farne Erörterte bedarf es hier keiner besonderen Auseinandersetzungen mehr, warum z. B. aus der Anziehungssphäre um den Capillarmund häufiger Spaltpilze entfliehen, wenn diese Sphäre durch fortgeschrittene Diffusion des anlockenden Reizmittels ausgedehnter wurde.

Bei gleichzeitiger Gegenwart von Spirillum undula und Bacterium termo — und frei von diesem Spaltpilze war die Versuchsflüssigkeit nie — führt die Concurrenz zwischen beiden zu ungleichem Resultate, je nachdem dieser oder jener Organismus zahlreicher ist und je nachdem Qualität oder Quantität des Reizmittels, sowie andere Umstände das Streben von Bacterium termo oder Spirillum nach der Capillare begünstigen. Ich will hier nur bemerken, dass eine höhere Concentration auf Spirillum ungleich mehr abstoßend wirkt, als auf Bacterium termo und dieses unter solchen Umständen die Oberhand über Spirillum gewinnt. Übrigens fällt auch die relative Menge beider Spaltpilze ins Gewicht, denn bei Verwendung von einprozentiger Fleischextraktlösung sammelt sich Spirillum sehr reichlich um die und in der Capillare, während wenigstens einigemale mit der Zeit Bacterium termo die zuerst zusammengeeilten Spirillen zum guten Theil verdrängte, als dieses gewöhnliche Fäulnissbacterium verhältnissmäßig zahlreich in der Versuchsflüssigkeit war. In der Occupirung des Terrains durch das in Menge zusammenwandernde Bacterium termo kommt in solchem Falle als mitwirkender Faktor auch die Veränderung des Gehaltes an Sauerstoff in der Flüssigkeit in Betracht, gegen welchen die beiden Bacterien in ungleichem Maße empfindlich sind [1]).

Gegen höhere Concentration ist Bacterium termo ungleich weniger empfindlich als Spirillum undula, auf das eine abweisende Reizwirkung schon mäßig concentrirte Lösungen ausüben, in welche Bacterium termo noch ganz ungehindert eindringt. Wendet man eine Lösung an, die neben 1 Proz. Fleischextrakt 4 Proz. Salpeter enthält, so wird die anziehende Wirkung jenes von der durch Concentration erzielten abstoßenden Wirkung überwogen, so dass die gegen die Capillare ansteuernden Exemplare von Spirillum in einiger Entfernung von der Öffnung dieser zurückprallen und eine unter Umständen sehr dichte Schwärmsphäre von Spirillum entsteht, welche mit fortschreitender Diffusion des Salpeters etwas weiter von der Capillaröffnung rückt. Ähnliches Resultat erhält man, wenn die 1 prozen-

1) Vgl. Engelmann, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1881. Bd. 26. p. 541.

tige Lösung von Fleischextrakt 2 Proz. Salpeter oder auch nur 1 Proz. Salpeter enthält, doch macht sich in letzterem Falle die geringere Abstoßung dadurch bemerklich, dass einzelne Spirillen in die Capillare eindringen. Die Zahl dieser eindringenden Spirillen ist erheblich vermehrt, wenn der Salpetergehalt der Capillarflüssigkeit auf $^1/_2$ Proz. erniedrigt wird, doch macht sich die Abstoßung auch jetzt in dem Rückprallen einer größeren Zahl von Individuen und in der Ansammlung geltend, die geringer ausfällt, als wenn der Salpeterzusatz weggelassen wäre.

Diese Abstoßung ist nur Folge der Concentration, oder richtiger der hiervon abhängigen osmotischen Leistung, denn bei Verwendung des osmotisch weniger wirksamen Zuckers war bei einem Gehalt von 6 Proz. Rohrzucker in der 1 prozentigen Lösung von Fleischextrakt die abstoßende Wirkung auf Spirillum kaum stärker als bei der 1 Proz. Salpeter enthaltenden Fleischextraktlösung, die bei einem Zuckergehalt von 3 Proz. ein ähnliches Resultat gab, wie bei einem Salpetergehalt von $^1/_2$ Proz.

Durch diese abstoßende Reizwirkung vermeidet Spirillum die ihm nachtheiligen concentrirten Lösungen, denn in Flüssigkeit mit einem Gehalt von 1 Proz. Fleischextrakt und 2 Proz. Salpeter gebracht, wurde die Bewegung von Spirillum sogleich stark gehemmt, z. Th. sogar sistirt, und nach $^1/_4$ Stunde waren, auch bei guter Sauerstoffzufuhr, nur noch einzelne Individuen in ganz geringer Bewegung. Bacterium termo hingegen verträgt sehr hohe Concentrationen und schwärmte auch ungehindert in den eben mitgetheilten Versuchen in die Capillare ein. Ja selbst als die Capillarflüssigkeit neben 1 Proz. Fleischextrakt 20 Proz. Salpeter enthielt, sammelte sich Bacterium termo reichlichst darin und war auch in dieser Flüssigkeit noch lebhaft bewegt. Um eine noch concentrirtere Lösung zu gewinnen, löste ich dann in der 1 prozentigen Fleischextraktlösung 40 Proz. wasserfreies Chlorcalcium, einen osmotisch sehr wirksamen Körper, und verwandte diese Flüssigkeit, nachdem die Phosphate abfiltrirt, zu der Füllung der Capillare. Jetzt machte sich eine entschiedene Abstoßung bemerklich und die meisten Individuen von Bacterium termo prallten anfangs zurück. Bald darauf drangen aber einzelne in die Capillare, in der sich nach 8 Minuten, und noch mehr nach 15 und 20 Minuten, eine merkliche Ansammlung dieses Spaltpilzes gebildet hatte, der bewegungslos in der concentrirten Lösung lag.

Sicher erzielen also Stoffe durch ihre osmotische Leistung eine abstoßende Reizwirkung auf Bacterien, doch ist anzunehmen, dass außerdem, analog wie bei Samenfäden der Farne (p. 386), die Qualität des Stoffes noch eine besondere abstoßende Reizwirkung auszuüben vermag. Näher untersucht habe ich solches nicht, doch spricht dafür, dass Bacterium termo durch eine 25 prozentige Lösung von Fleischextrakt in erheblicherem Grade abgestoßen wurde, als durch die osmotisch wirksamere 20 prozentige Salpeterlösung. Auch scheinen die Bacterien Medien von zu saurer Beschaffenheit zu fliehen.

Steigt also auch mit zunehmender Menge des Stoffes in der Lösung die Reizwirkung dieses, so wird doch gleichzeitig mit der zunehmenden osmotischen Leistung die abstoßende Wirkung gesteigert und so nimmt, wie es ja auch für die Samenfäden der Farne dargethan wurde, die anziehende Wirkung ab, um endlich einer Abstoßung Platz zu machen. Diese ist für das empfindlichere Spirillum undula leichter erreicht, während die höchstmögliche Concentration eines nicht zu löslichen Nährstoffes bei Bacterium termo oft noch nicht die abstoßende Reizwirkung erzielen wird. Um Beispiele in dieser Hinsicht für Spirillum zu nennen, erwähne ich, dass von Fleischextrakt, sowie von Asparagin, die 4 prozentige Lösung so abstoßend wirkte, dass trotz des sehr ansehnlichen Zusammeneilens dieses Spaltpilzes doch in der ersten Zeit des Versuches nur ganz vereinzelt ein Exemplar in den Capillarmund gelangte, während die zweiprozentige Lösung dieser Stoffe ein reichlicheres Einschwärmen veranlasste als die einprozentige Lösung. Auch in eine Capillare, die 4 prozentige Lösung von trockenem Grasextrakt enthielt, gelangte kaum ein Spirillum, während 2 prozentige Lösung ein freilich mäßig starkes Einschwärmen veranlasste.

Unter solchen Umständen ist es aber einleuchtend, dass für einen Stoff, der erst mit höherer Concentration eine genügende Reizwirkung ausüben würde, um Einschwärmen zu erzielen, dieses gar nicht zur Wahrnehmung kommt, wenn die von der Concentration abhängige abstoßende Wirkung einen relativ zu hohen Werth erreicht. Aus diesem Grunde dürften in der That manche Nährstoffe, welche, in genügender Concentration geboten, Bacterium termo anziehen, auf Spirillum undula einen merklichen anlockenden Reiz nicht ausüben. Dieses negative Resultat ist ohnehin für jeden Nährstoff erreichbar, indem man zu der Außenflüssigkeit eine gewisse Menge von diesem giebt, so dass zur Erzielung der Unterschiedsempfindlichkeit die Capillarflüssigkeit eine Concentration annehmen müsste, bei der bereits die schneller zunehmende abstoßende Reizwirkung die Überhand gewinnt.

Wie gegen Concentration der Nährlösung ist Spirillum auch empfindlicher als Bacterium termo gegen den Sauerstoffgehalt im Wasser. Während nämlich der letztgenannte Spaltpilz, seinem Sauerstoffbedürfniss nachgehend, bis an eine unter Deckglas befindliche Luftblase sich drängt, sammelte sich, wie Engelmann[1]) fand, Spirillum tenue in einiger Entfernung hiervon, weil ihm hier der am besten zusagende Sauerstoffgehalt in Wasser geboten wurde, der also einem geringeren Partiärdruck entspricht, als dem in der Luft gebotenen. Dem entsprechend wanderte aber Spirillum bis an die Luftblase, als durch Überleiten von Wasserstoffgas die Partiärpressung des Sauerstoffs herabgesetzt wurde, und aus gleichem Grunde drang dieser Spaltpilz bis an einen schwach assimilirenden Algenfaden vor, während er sich in einiger Entfernung von diesem bei intensiver Kohlensäurezersetzung und demgemäß ausgiebiger Sauerstoffproduction ansammelte.

1) Pflüger's Archiv f. Physiologie 1881. Bd. 26. p. 541.

Aus der mit der Menge des Sauerstoffs und des Nährstoffs veränderlichen Reizwirkung und dem Zusammengreifen dieser beiderseitigen Reize erklärt sich auch im wesentlichen die Art und Weise der Vertheilung der Bacterien in einer Capillare. Wie schon erwähnt, sammelt sich in einer mit einer 1 prozentigen Lösung von Fleischextrakt oder Asparagin gefüllten Capillare (bei Verwendungen 4 prozentiger Lösungen ist das Resultat ähnlich) die hauptsächlichste Anhäufung von Bacterium termo in der Öffnung der Capillare, und allmählich erscheint noch ein zweites Maximum der Ansammlung an der Luftblase in der Capillare. Diese Ansammlung um die Luftblase ist als Erfolg der Wanderung nach dem sauerstoffreicheren Medium hin ohne weiteres verständlich. Das Hauptmaximum hängt z. Th. von der für Bacterium termo optimalen Concentration des Nährmediums ab und rückt demgemäß in der Capillare aufwärts in dem Maße, als durch Diffusion die Lösung im unteren Theile verdünnter wird. Diese Ansammlung ist übrigens auch von der Sauerstoffzufuhr beeinflusst, die zunächst der Öffnung der Capillare, wohin Sauerstoff aus der Außenflüssigkeit gelangt, immerhin ansehnlicher ist, als weiter im Inneren, wohin die beiden Maxima der Anhäufung wenig oder gar nicht Sauerstoff passiren lassen, so dass die in diese innere Flüssigkeitszone gelangenden Bacterien einer der beiden Anhäufungen zuzusteuern streben. Mit dem Sauerstoff- und Nährstoffgehalt ändert sich naturgemäß die Vertheilung der Bacterien in der Capillare, doch soll dieses hier nicht weiter besprochen und auch nicht näher dargethan werden, dass aus der von verschiedenen Faktoren abhängigen Hauptansammlung der Bacterien kein sicherer Schluss auf die für die Ansammlung der Bacterien optimale Concentration gemacht werden kann.

Ebenso unterlasse ich es, den Modus der Anhäufung von Spirillum undula näher zu besprechen, dessen Anhäufung, bei Verwendung concentrirterer Nährlösung, in der Nähe der Mündung in der Capillare, als eine Folge zu hoher Concentration im Inneren der Capillare, nach dem oben Mitgetheilten selbstverständlich ist.

Die verschiedenen Nährstoffe sind natürlich, wie auch aus den später folgenden Mittheilungen über Prüfung verschiedener Nährstoffe hervorgeht, ungleich gute Reizmittel, und dem entsprechend ist eine größere oder geringere Menge nöthig, um eine eben merkliche Ansammlung der Bacterien zu erzielen. Die genaue Bestimmung der Reizschwelle ist aber schon deshalb schwierig, weil die Außenflüssigkeit eine gewisse Menge eines Nährmateriales enthalten muss, um eine ordentliche Bewegung der Bacterien zu erzielen und demgemäß, da jedes Nährmaterial Reizmittel ist, immer nur die Unterschiedsschwelle des Reizes zur Geltung kommt. Dann aber ist weit schwieriger als bei Samenfäden der Farne zu beurtheilen, ob eine Ansammlung von Bacterien stattfand, die zudem von der Vertheilung des Sauerstoffs in der Flüssigkeit beeinflusst wird.

Von einer genauen Bestimmung der Reizschwelle habe ich aus obigen

und anderen Gründen ganz Abstand genommen und mich mit der Feststellung der Thatsache begnügt, dass gute Reizmittel schon in geringer Menge eine merkliche Reaktion erzielen. Als ich Bacterium termo in möglichst nährstoffarmer Flüssigkeit verwandte, bewirkte Fleischextraktlösung mit 0.1 Proz. noch recht deutliche und solche mit 0.04 Proz. noch gut merkliche Ansammlung der vor und in der Capillare lebhafter bewegt werdenden Bacterien, während durch 0.01 Proz. Fleischextrakt eine sichere Reizwirkung nicht mehr zu erzielen war. Bei Verwendung von Spirillum undula in verdünnter Flüssigkeit war bei einem Gehalt der Capillarflüssigkeit von 0.04 Proz. durchaus deutliche, bei einem Gehalt von 0.01 Proz. eine unsichere Ansammlung zu bemerken und etwa ebenso stark ansammelnd wie 0.04 Proz. Fleischextrakt wirkte eine Lösung mit 0.25 Proz. Asparagin. Die Reizschwelle liegt also jedenfalls tiefer, als die hier gewonnenen Werthe, und wir dürfen vermuthen, dass, wenn die Außenflüssigkeit reines Wasser wäre, diese Bacterien vielleicht schon eine eben merkliche Ansammlung um eine Capillare zeigen würden, die zwischen 0.004 und 0.001 Proz. Fleischextrakt enthält.

Um merkliche Unterschiedsempfindung zu erzielen, muss in der That die Capillarflüssigkeit in ihrer Concentration der Aufenthaltsflüssigkeit der Bacterien um ein Vielfaches überlegen sein, wie sich aus folgenden Versuchen ergiebt, in denen Bacterium termo zur Verwendung kam, das in einer 0.05 Proz. Fleischextrakt enthaltenden Lösung cultivirt war und in dieser Flüssigkeit auch zur Prüfung gelangte. Enthielt dann die Flüssigkeit in der zugeschobenen Capillare das 5fache, nämlich 0.25 Proz. an Fleischextrakt, so war eine anlockende Reizwirkung auf die Bacterien nicht zu bemerken, während eine merkliche, aber ganz schwache Ansammlung eintrat, als sich in der Capillare eine Lösung mit der 20fachen Menge, also mit 1 Proz. Fleischextrakt befand.

Dieselbe Bacterienflüssigkeit wurde dann durch Zufügen von Fleischextrakt auf einen Gehalt dieses Stoffes von 0.4 Proz. gebracht und es ergab sich wieder Indifferentismus gegen eine Capillare mit 5facher (2 Proz.), eben merkliche Ansammlung gegen eine solche mit 20fach (8 Proz.) concentrirterer Fleischextraktlösung.

Diese Versuche sind nun zwar nicht im Stande, ein genaues Bild hinsichtlich der Unterschiedsempfindlichkeit von Bacterium termo zu geben, immerhin lehren sie, dass mit zunehmendem Nährmaterial in der Aufenthaltsflüssigkeit der Bacterien zur Erzielung merklicher Reaktion eine absolut größere Steigerung der Concentration in der Capillarflüssigkeit nöthig wird. So sprechen denn auch diese Zahlen entschieden dafür, dass die im Weber'schen Gesetz ausgedrückte Beziehung zwischen Reizzuwachs und Reaktion (Empfindung) auch für die Bacterien gilt (vgl. p. 395).

Die Bacterien werden aber nicht nur von den genannten Stoffen, sondern von den verschiedensten Nährstoffen angelockt, und wir dürfen diesen

Organismen also eine allgemeine Empfindung für Nahrung zuschreiben, vermöge welcher die beweglichen Bacterien sich nach der besseren und reichlicheren Nahrung zu bewegen streben. In der That haben sich alle geprüften guten Nährmittel bei ungleicher Vertheilung in der Lösung auch als Reizmittel erwiesen, die eine entsprechende locomotorische Richtungsbewegung der Bacterien veranlassen. Übrigens geht diese Reizwirkung nicht genau parallel mit dem Nährwerth, denn eine 1 prozentige Asparaginlösung lockt z. B. Bacterium termo, sowie Spirillum undula schneller und reichlicher in eine Capillare, als eine Lösung, die neben $^1/_2$ oder 1 Proz. Pepton 1 Proz. Rohrzucker enthält, obgleich in dieser Flüssigkeit sich die Bacterien schneller und reichlicher vermehren[1]). Diese letztgenannte Lösung beschleunigt aber die Bewegung beider Spaltpilze in geringerem Grade als eine 1 prozentige Asparaginlösung, und je ansehnlicher diese Beschleunigung der Bewegung ausfällt, um so mehr anziehend wirkt, wenigstens nach meinen bisherigen Erfahrungen, eine Nährlösung auf die Bacterien.

In Widerspruch mit der oben ausgesprochenen Beziehung steht es nicht, dass Bacterium termo und Spirillum undula reichlichst in eine Lösung von Asparagin in reinem Wasser einschwärmen, obgleich diese von anorganischen Nährsalzen freie Lösung kein Nährboden für Bacterien ist und beim Stehen auch nur eine minimale Entwicklung dieser bietet. Die Bacterien bedürfen eben der anorganischen Stoffe nicht im ersten Augenblick, während sie in die Asparaginlösung eindringen, welche sie zu sehr lebhafter Bewegung veranlasst und die zudem minimale Menge von anorganischen Stoffen bietet und durch Diffusion aus der Außenflüssigkeit zugeführt bekommt. Übrigens macht sich nach längerer Zeit der Mangel anorganischer Salze in der nachlassenden Bewegungsschnelligkeit geltend, die reine Asparaginlösung im Vergleich mit derselben Lösung bietet, welche einen Zusatz anorganischer Nährstoffe erhielt.

Zur Prüfung, ob ein Nährstoff eine anziehende Wirkung ausübt, ist Bacterium termo geeigneter als Spirillum undula, das schon mäßige Concentration flieht und deshalb, wie schon früher hervorgehoben, zu einer wirklichen Ansammlung es nicht bringen kann, wenn die hierauf abzielende Reizwirkung genügende Intensität erst mit einer Concentration erreicht, die vermöge dieser schon überwiegend abstoßend wirkt. In diesem Sinne sind auch die nachfolgend mitgetheilten negativen Resultate mit Spirillum zu beurtheilen. Übrigens ist für Bacterium termo gleiches ins Auge zu fassen und zu bedenken, dass schlechte Nährstoffe eine merkliche anlockende Reizwirkung um so weniger erzielen, als die Außenflüssigkeit nicht frei von Nährmaterial ist.

Welcher Art auch immer dieses Nährmaterial sein mag, so ist doch,

---

1) Nägeli, Ernährung d. niederen Pilze in Sitzungsb. d. Bayerischen Akad. 1879. p. 287.

der in ihrem Ziele identischen Reizwirkung halber, nur die Unterschiedsempfindung und somit die Resultante der von verschiedenen Stoffen herrührenden Reize entscheidend, so gut wie bei Samenfäden der Farne, auf welche die schwächer wirksame Maleinsäure analog wirkt wie die Äpfelsäure. Wir dürfen hiernach, auch ohne dass ich spezielle Untersuchungen in ausgedehnter Weise anstellte, als gewiss annehmen, dass die Bacterien bei beliebiger qualitativer Differenz der Nährlösungen immer von der schwächer reizenden zu der stärker reizenden Nährlösung gehen, sofern die Unterschiedsschwelle des Reizes erreicht wird und aus hoher Concentration oder anderen Faktoren keine Hemmnisse entspringen.

In den folgenden Versuchen wurden Fleischextrakt, Hühnereiweiß und Grasdecoct ohne Zusatz anorganischer Salze angewandt, während die anderen organischen Stoffe, sofern nichts anderes ausdrücklich bemerkt ist, in einer Flüssigkeit gelöst wurden, welche in 4000 Theilen Wasser enthielt 3 g Ammoniumnitrat; 1 g Dikaliumphosphat; 0.1 g Magnesiasulfat; 0.1 g Kaliumsulfat; 0.05 g Chlorcalcium.

Das Verhalten gegen Fleischextrakt ist im Vorausgehenden ausführlicher behandelt. Es sei deshalb hier nur bemerkt, dass Bacterium termo bei Verwendung von 25 prozentiger Lösung als Capillarflüssigkeit eine abstoßende Wirkung erfährt, die bei 15 prozentiger Lösung noch nicht merklich auftritt. Bei Spirillum undula ist bei 4 prozentiger Lösung die Abstoßung deutlich. Der prozentische Gehalt bezieht sich auf Fleischextrakt der üblichen Extraktconsistenz.

Asparagin wirkt zunächst in gleicher Weise, gleichviel ob es in reinem Wasser, oder in der genannten anorganischen Nährlösung gelöst ist. Die Reizschwelle für diesen Stoff ist schon besprochen, ebenso dass Spirillum undula durch 4 prozentige Lösung eine gewisse Abstoßung erfährt.

Pepton aus Hühnereiweiß mittelst Pepsin und nachherigem Fällen mit Alkohol dargestellt. Das Verhalten von Bacterium termo wurde geprüft gegen Flüssigkeiten, die in vorgenannter anorganischer Nährlösung enthielten: 1) 4 Proz. Pepton; 2) 4 Proz. Pepton und 1 Proz. Rohrzucker: 3) 2 Proz. Pepton; 4) 2 Proz. Pepton 1 Proz. Rohrzucker; 5) 1 Proz. Pepton; 6) 1 Proz. Pepton 1 Proz. Rohrzucker; 7) $^1/_2$ Proz. Pepton 1 Proz. Rohrzucker; 8) $^1/_2$ Proz. Pepton $^1/_2$ Proz. Rohrzucker; 9) $^1/_4$ Proz. Pepton $^1/_2$ Proz. Rohrzucker. In allen diesen Versuchen ergab sich eine Ansammlung von Bacterien, die indess in Versuch 9 nur mäßig und in allen Versuchen geringer war, als die durch eine 1 oder 2 prozentige Fleischextraktlösung erzielte Ansammlung. In dieser waren die Bacterien durchschnittlich lebhafter als in Pepton, dessen etwas schleimige Lösung bei $^1/_4$, $^1/_2$ und selbst 1 Proz. gewiss keine mechanische Hemmung von solcher Stärke ausübte, dass hierdurch die Bewegungsschnelligkeit in erheblichem Grade beeinflusst wurde. In allen peptonhaltigen Lösungen vermehrten sich Bacterien sehr energisch.

Spirillum undula zeigte deutliche, aber doch gegen Fleischextrakt weit zurückstehende Anziehungen gegen Lösungen mit: 1) 2 Proz. Pepton; 2) 1 Proz. Pepton: 3) 1 Proz. Pepton $^1/_2$ Proz. Rohrzucker; 4) $^1/_2$ Proz. Pepton $^1/_4$ Proz. Rohrzucker.

Hühnereiweiß, mit gleichen Theilen Wasser versetzt und durch Schütteln mit Glasscherben enthäutet, wurde so und nach Verdünnung dieser Flüssigkeit mit der gleichen und dreifachen Menge Wasser verwandt. In allen Versuchen zeigte Bacterium termo merkliche, aber im ganzen schwache Anziehung, die bei Spirillum undula noch geringer ausfiel.

Conglutin 2 Proz. mit möglichst wenig Kaliumkarbonat gelöst, lockte Bacterium termo in ziemlicher Menge in die Capillare.

Rohrzucker mit anorganischen Nährstoffen. In die Lösung mit 8 Proz. und 5 Proz. schwärmt Bacterium termo ziemlich reichlich ein, in die mit 1 Proz. dagegen nur schwach und bei $^1/_3$ Proz. bleibt die Anziehung zweifelhaft. Die Bewegungsschnelligkeit wird durch die 1- und 8 prozentige Lösung deutlich beschleunigt. — Auf Spirillum undula übten 3-, 2- und 1 prozentige Rohrzuckerlösung keine deutliche Anziehung aus.

Weinsaures Ammoniak in 5 prozentiger Lösung wirkt auf Bacterium termo ungefähr wie eine 5 prozentige Rohrzuckerlösung.

Äpfelsaures Natron. Die 2 prozentige Lösung erzielt deutliches Einschwärmen von Bacterium termo, während Spirillum diese Lösung flieht.

Harnstoff. Bacterium termo erweist sich indifferent gegen 4 prozentige Lösung, wird aber mäßig angezogen von einer Lösung mit 2 Proz. Harnstoff und $^1/_2$ Proz. Rohrzucker.

Leucin in 1 prozentiger Lösung erzielt mäßige Anziehung von Bacterium termo.

In Lösung von 4 Proz. Grasextrakt schwärmt Bacterium termo reichlich ein.

Wie durch die Extrakte werden die Bacterien auch durch Fleischstückchen und Pflanzentheile angezogen und auch bei Versuchen mit diesen kommt die Empfindlichkeit von Spirillum gegen höhere Concentration zur Geltung. Bringt man ein Stückchen Rindfleisch von etwa $^1/_2$ mm Durchmesser unter Deckglas, so eilt sogleich Bacterium termo bis an das Fleisch und bildet um dieses eine gewisse Anhäufung, die indess unter diesen Umständen nur mäßig und in der nächsten Zeit nur wenig ansehnlicher wird, offenbar weil Nährstoffe zu reichlich in die umgebende Flüssigkeit dringen. Bringt man dagegen ein solches an eine Nadel angespießtes Fleischstückchen in eine größere Menge Spaltpilze enthaltender Flüssigkeit, so sammelt sich bald eine große Menge Bacterien um das Fleischstückchen. Am besten sieht man dieses, indem man ein Fliegenbein verwendet, an dessen Wundfläche dann bald ein dichtes Gewimmel lebhaft schwärmender Fäulnissbakterien sich einstellt. Übrigens ist es zur Erzielung eines recht schlagenden Resultates nöthig, dass Strömungen in dem

Wasser möglichst vermieden sind. — Zu ähnlichem Resultate führt es auch, wenn man Stückchen von Kohlrabi oder einer anderen Pflanze verwendet.

Auch Spirillum undula schießt sogleich nach dem unter Deckglas befindlichen Fleischstückchen, erreicht dieses aber zunächst nur in ganz einzelnen Exemplaren, während die Mehrzahl in einiger Entfernung Halt macht, resp. sich hin und herbewegt und hier also eine ziemlich reichliche Ansammlung bildet. Nach 5 oder 15 Minuten dringen dann aber mehr und mehr Exemplare bis an das Fleischstückchen vor, dem sie sich zumeist ruhend anlagern. Dieses Resultat ist vollkommen verständlich als Folge der zu hohen Concentration, welche zunächst um das Fleischstückchen durch die aus diesem austretenden Stoffe erreicht wird, und dem entsprechend eilt Spirillum sogleich bis an das Fleischstückchen heran, wenn man dieses einige Augenblicke mit Wasser auslaugt, bevor es unter Deckglas gebracht wird. Ganz ähnlich gestaltet sich auch die Ansammlung von Spirillum, wenn man ein Stückchen Kohlrabi direkt oder nach zuvorigem Abwaschen mit Wasser verwendet. Gegenüber solchen Nährbissen ist also das Verhalten ähnlich wie gegenüber einer Luftblase, die nach Engelmann's Beobachtungen, deren früher gedacht wurde, von dem in relativ sauerstoffarmem Wasser befindlichen Spirillum nicht erreicht wurde, während das in einiger Entfernung von der Luftblase sich anhäufende Spirillum bis an die Luftblase vorrückte, sobald der Partiärdruck des Sauerstoffs, resp. der Sauerstoffgehalt in dem zunächst umgebenden Wasser genügend herabgesetzt war. — Der Nutzen, welcher für die Bacterien in der Natur aus dieser Reizwirkung entspringt, welche sie nach der für sie geeigneten Nahrung hinführt, springt ohne weiteres in die Augen.

Wir dürfen wohl mit Sicherheit annehmen, dass diejenigen Bacterien, welche in ihrem Fortkommen an spezifische Nährstoffe gebunden sind[1]), auch nur durch diese zu locomotorischer Richtungsbewegung gereizt werden. Einer näheren Prüfung habe ich diese Frage nicht unterzogen und bemerke nur noch, dass, so weit meine Versuche reichen, den mit todten Erbsen erzogenen Spaltpilzen analog sich diejenigen verhielten, welche in Fleischbrühe, oder in verdünnter Lösung von weinsaurem Ammoniak oder Rohrzucker ihren Ursprung genommen hatten.

Die durch ungleiche Vertheilung der Nährstoffe auf Spaltpilze ausgeübte Reizwirkung besteht, analog wie die chemischen Reizwirkungen auf Samenfäden der Farne, Moose u. s. w., in einer entsprechenden Orientirung der Achse des Körpers dieser Organismen, die nun in der so vorgeschriebenen Richtung mittelst ihrer eigenen Bewegungsthätigkeit fortschreiten. Doch diese Richtungswirkung allein reicht nicht aus bei den Bacterien, die

---

1) Nach Buchner (Sitzungsb. d. Bayer. Akad. 1880. p. 370) scheinen z. B. Milzbrandbacterien fast nur mit Eiweiß und Pepton fortzukommen, und auch für die Ernährung der Heubacterien sind manche Stoffe, wie weinsaures Ammoniak, nicht geeignet.

kein vorn und hinten haben und sich unter normalen Verhältnissen parallel der Hauptachse bald vorwärts, bald rückwärts bewegen. Um also nach einem Punkte vorzurücken, muss diese Bewegung durchschnittlich nach einer Richtung hin gefördert werden und diese Förderung geht bei kräftiger Reizwirkung auf Spirillum undula so weit, dass dieser Organismus ganz häufig direkt, ohne auch nur einmal eine rückschreitende Bewegung zu beginnen, der Capillare zusteuert. Gleiches habe ich auch vielfach an einzelnen Individuen von Bacterium termo verfolgt, während andere Exemplare in der Anziehungssphäre der Capillare, und während sie nach dieser vorrückten, zeitweise eine rückschreitende Bewegung machten.

Außer diesem Richtungsreize veranlasst die Zufuhr von Nährstoffen auch noch beschleunigte Bewegung der Spaltpilze, dieses aber auch dann, wenn durch homogene Vertheilung der Nährstoffe keine Veranlassung zu einem Richtungsreiz gegeben ist. Diese Beschleunigung fällt naturgemäß zumeist mit der fortschreitenden Richtungsbewegung zusammen, welche die Bacterien in die und durch die Diffusionszone der anlockenden Nahrung führt, doch müssen die Bewegungsbeschleunigung und der Richtungsreiz als zwei besondere und nicht nothwendig mit einander verkettete Reizwirkungen aus einander gehalten werden. In der That erfährt ein Spaltpilz nicht unter allen Umständen eine Bewegungsbeschleunigung, während er, dem Richtungsreize folgend, in das anlockende Medium steuert. So wird sogar die Bewegung verlangsamt, während Bacterium termo in eine Capillare seinen Weg nimmt, deren Flüssigkeit neben 1 bis 2 Proz. Fleischextrakt 25 bis 40 Proz. Chlorcalcium enthält. Ferner ging Spirillum undula ohne merkliche Zunahme der Geschwindigkeit in eine Capillare mit 2.5 Proz. Fleischextrakt, nachdem zuvor durch Zusatz von etwas Fleischextrakt zur Nährflüssigkeit die größtmögliche Bewegungsschnelligkeit dieses Organismus hergestellt war.

Der Fall, dass dasselbe Agens gleichzeitig zwei verschiedene Wirkungen oder speziell zwei verschiedene Reizwirkungen ausübt, ist übrigens keineswegs selten[1]). So fällt und steigt z. B. mit der Temperatur, sowie mit allseitiger Zunahme oder Abnahme der Helligkeit, die Wachsthumsschnelligkeit, während zugleich die Temperaturschwankung als solche in gewissen Blüthen und einseitige Beleuchtung im Heliotropismus als besondere Reize wirken, und analoge Beziehungen, wie in unserem speziellen Falle, bietet das Verhältniss der Bacterien zum Sauerstoff, der zu ihren Bewegungen nöthig ist und zugleich Richtungsreiz wird, sofern er ungleichmäßig im Wasser vertheilt ist. Überhaupt muss ja eine solche doppelte Beziehung zum äußeren Agens jedesmal obwalten, wenn in diesem eine allgemeine Lebensbedingung geboten ist, mit deren Ausmaß die Thätigkeit steigt und fällt, und außerdem noch irgend eine andere Reizwirkung durch

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiol. Bd. 2. p. 117 u. 286.

einen einseitigen Angriff, durch Veränderung der Intensität des Agens oder in irgend anderer Weise erzielt wird.

Das Auseinanderhalten solcher, mindestens im Erfolge verschiedener Reizwirkungen ist naturgemäß geboten, auch dann, wenn vielleicht in manchen solcher Vorgänge eine nähere Einsicht in den ganzen, den Reiz und den Erfolg verkettenden Prozess, einen inneren genetischen Zusammenhang zwischen beiden durch die Variation eines Agens gleichzeitig erzielten Aktionen aufdecken würde. Es wird auch die oben geltend gemachte Auseinanderhaltung der beiderlei Reizwirkungen der Nährstoffe auf Spaltpilze keineswegs deshalb minder geboten, weil die homogene Zunahme von Nährmaterial auch für die Richtungsbewegung von Bedeutung ist, wie sich darin ausspricht, dass mit steigendem allseitigen Reize die Unterschiedsempfindlichkeit der Spaltpilze voraussichtlich conform dem Weber'schen Gesetze geändert wird. Übrigens gilt das ja ebenso für die Samenfäden, die durch ihr spezifisches Reizmittel keine Bewegungsbeschleunigung erfahren.

Die Ansammlung der Spaltpilze in dem Nährmaterial ist die Folge eines Reizes, der diese Organismen veranlasst, sich nach bestimmter Richtung zu bewegen, und kommt nicht etwa dadurch zu stande, dass die zufällig in die reichlichere Nahrung gelangenden Bacterien sich hier allmählich sammeln, weil sie bei dem Versuche, wieder in verdünntere Nahrung zurückzutreten, zurückschrecken. Diese Ursache bedingt nach Engelmann [1]) die Ansammlung von Bacterium photometricum im Lichte, indem es bei der Ankunft an minder helle Stellen zurückschreckt. Dass dieser Umstand aber für die Ansammlung der Bacterien in Nährlösung so wenig wie für die Wanderung der Samenfäden nach ihrem spezifischen Reizmittel gilt, lehrt schon zur genüge das aktive Zusammenwandern der von ihrer Bahn abgelenkt werdenden Organismen. Das Zurückprallen der Bacterien an der Mündung der Capillare, wenn sie aus dieser herauszusteuern streben, erklärt sich ebenso wie bei den Samenfäden der Farne damit, dass mit dem Übergang in minder wirksame Lösung ein erneuter Reiz die Bacterien zurücktreibt.

Es genügt, nur kurz darauf hinzuweisen, dass der Sauerstoffgehalt in der Capillarflüssigkeit, oder die Diffusionsbewegung als solche, oder die Vermehrung der Spaltpilze in der Nährlösung die Ursachen der besprochenen Ansammlungen nicht sein können. Dass Sauerstoffgehalt die Bacterien nicht in die Capillare lockt, ergiebt sich schon zur genüge daraus, dass diese Organismen sich in einer Wasser führenden Capillare nicht sammeln, obgleich die Capillare, wie in anderen Versuchen mit positivem Resultate, in ihrem oberen Theile Luft enthält, und dass das Einschwärmen in Nährlösung auch dann noch fortdauert, wenn die Anhäufung der Bacte-

1) Pflüger's Archiv für Physiologie 1882. Bd. 30. p. 110.

rien um die Luftblase in der Capillare beweist, dass die Capillarflüssigkeit relativ arm an Sauerstoff ist. Auch wird starke Ansammlung der Spaltpilze durch Fleischextrakt u. s. w. auch dann erzielt, wenn die Capillare ganz vollständig mit ausgekochter und deshalb verhältnissmäßig luftfreier Flüssigkeit gefüllt ist.

Die Diffusionsbewegung als solche ist als Ursache der Reizwirkung ausgeschlossen, weil, trotz der auch thätigen Diffusion, diejenigen Stoffe, welche keine Nährstoffe sind, eine Ansammlung der Spaltpilze nicht bewirken. Die direkte Beobachtung zeigt ferner, dass es sich um ein Zusammenströmen, nicht um eine rapide Vermehrung dreht[1]), die übrigens in 1 oder einigen Minuten keine solchen Ansammlungen von Spaltpilzen erzielen könnte. Natürlich wird auch die Vermehrung in der guten Nährlösung schneller fortschreiten, als außerhalb derselben.

Schon mehrfach ist der Analogien gedacht, welche zwischen der Wirkung der Nährstoffe und des Sauerstoffs bestehen, der selbst als ein Nährstoff aufgefasst werden kann, wenn man dem Begriff dieser einen weiteren Umfang gibt. Sauerstoff, wie Nährstoffe, wirken bei ungleicher Vertheilung als Reize, welche locomotorische Richtungsbewegung beweglicher Bacterien veranlassen, und das Zusammenwirken beider Agentien ist für die Bewegungsthätigkeit der Bacterien nöthig, die sowohl durch Zufuhr von Sauerstoff, als auch durch Zufuhr von Nährstoffen gesteigert wird, so lange noch nicht die unter den gegebenen Verhältnissen größtmögliche Bewegungsschnelligkeit erreicht ist.

Wird durch geeignete Gährungsvorgänge die nöthige Betriebskraft gewonnen, so vermögen sich zwar gewisse Spaltpilze ohne freien Sauerstoff zu vermehren, ihre Schwärmbewegung aber ist an die Zufuhr von Sauerstoff gekettet und steht sogleich nach Entziehung dieses still. Ebenso erlischt diese Bewegung, auch wenn Sauerstoff reichlich geboten ist, mit Entziehung der Nährstoffe sehr schnell, und wir ersehen hieraus, dass in dem bekanntlich sehr energischen Stoffwechsel der Spaltpilze, in dem Körper dieser ein schneller Umtrieb des Aufgenommenen sich abspielt und, in diesen bewegten Zuständen wenigstens, eine Aufspeicherung von Material unterbleibt, aus dessen Verwerthung, nach Entziehung der äußeren Nahrungsquelle, der Spaltpilz noch längere Zeit die zu Bewegungen nöthige Betriebskraft gewinnen könnte. Zufuhr und Consum der Nährstoffe gehen also in den Bacterien in analoger Weise Hand in Hand, wie Zufuhr und Consum von Sauerstoff bei diesen und höheren Pflanzen, deren Wachsthum und Bewegung ja sogleich mit Entziehung des Sauerstoffes stille steht[2]).

1) Die Generationsdauer der schneller wachsenden Spaltpilze beträgt im Durchschnitt etwa 25 Minuten. Vgl. Buchner in Sitzungsb. d. Bayer. Akad. 1880. p. 375.

2) Bei Bacterien, sowie bei Samenfäden erfolgt die Reaktion unmittelbar nach Herstellung der besprochenen Reizbedingungen, dafür ist aber auch eine Nachwirkung von merklicher oder nennenswerther Dauer nicht zu bemerken. Eine, wenn auch auf ein

Gegen Sauerstoff sind übrigens die Spaltpilze im allgemeinen empfindlicher als gegen Nährstoffe[1]). Denn wenn gute Nährstoffe auch noch in sehr verdünnter Lösung einen merklichen Richtungsreiz ausüben, so ist doch eine immerhin etwas größere Menge nöthig als von Sauerstoff, von dem nach Engelmann schon der trillionste Theil eines Milligramms ausreicht, um eine merkliche Reizwirkung auszuüben. Im Verhältniss zur Körpergröße dieser winzigen Organismen ist aber, wie schon früher hervorgehoben wurde (p. 382), diese minimale Stoffmenge eine relativ immerhin nennenswerthe Größe.

Da also sowohl Sauerstoff, wie Nährstoffe die Bewegung der Spaltpilze beschleunigen und, bei einseitigem Angriff, Richtungsbewegungen derselben veranlassen, müssen zu causaler Erklärung dieser immer beiderlei Ursachen in Erwägung gezogen werden. Es gilt dieses auch für alle Fälle, in denen die Ansammlung der Bacterien als Reagens dienen soll, denn z. B. um eine Pflanzenzelle, die organische Nahrung secernirte, würden sich diese Organismen ebenso gut einfinden, wie um eine solche, die Sauerstoff abgiebt. Es bedarf solche Ansammlung also in causaler Hinsicht immer einer strengen Kritik, doch wird damit keineswegs die Brauchbarkeit der von Engelmann[2]) angewandten und in vielen Fällen ausgezeichneten Methode beeinträchtigt, in der Bewegung und Ansammlung der Bacterien als Reagens auf Sauerstoff dient. Denn dass dieser, und nicht die an sich ja nicht unmögliche Ausscheidung organischer Stoffe die Ursache ist, dass chlorophyllführende Zellen bei Beleuchtung in ihrer Umgebung die Bewegung von Bacterien veranlassen, welche in dem sauerstoffarmen Medium zuvor ruhend waren, ergiebt sich schon aus dem Umstande, dass die Beleuchtung chlorophyllfreier Zellen solche Reaktion nicht verursacht.

XI. Saprolegnia, Flagellaten und Infusorien.

Unter den mit locomotorischer Bewegung begabten vegetabilischen Organismen constatirte ich noch für die Zoosporen von Saprolegnia ferax

---

Minimum von Zeit beschränkte Nachwirkung muss übrigens bestehen, und es ist ja z. B. natürlich, dass der Samenfaden noch einen Augenblick in seiner bisherigen Richtung fortschießt, auch wenn der Richtungsreiz plötzlich aufhören würde.

1) Die Empfindlichkeit gegen Sauerstoff ist bei den Spaltpilzen spezifisch verschieden. So besitzt Bacterium photometricum nach Engelmann (Pflüger's Archiv für Physiologie 1882. Bd. 30. p. 106) eine geringere Empfindlichkeit für Sauerstoff, welche bei Fäulnissbacterien und noch mehr bei Spirillum sehr groß ist (ibid. 1881. Bd. 26. p. 541). Eine analoge Reizwirkung übt Sauerstoff auch auf Paramecium und andere Infusorien aus (Engelmann, ibid. 1882. Bd. 29. p. 391).

2) Bot. Zeitung 1881. p. 441.

eine anziehende Reizwirkung durch Fleischextrakt und dem entsprechend durch Fleischstückchen. Welcher Stoff oder welche Stoffe Reizmittel für diese Zoosporen sind, habe ich nicht weiter ermittelt und meine Untersuchungen sind auch noch in anderer Hinsicht lückenhaft, da ich nicht feststellte, unter welchen Umständen die sonst sehr auffällige Anziehung durch Fleischextrakt unterbleibt.

Ausgezeichnete Resultate erhielt ich, als ich in einer 6—8 cm weiten Krystallisirschale, in einer $^1/_2$ bis $^3/_4$ cm hohen Wasserschicht Saprolegnia ferax auf Fliegenbeinen cultivirte. Auf diesen war dann bei einer Temperatur zwischen 22 bis 25° C. schon nach 24 Stunden die Entwicklung bis zur Bildung der Zoosporen fortgeschritten, die bei Verwendung von 10 bis 15 Fliegenbeinen sehr reichlich und sehr lebhaft im Wasser herumschwärmten.

Wurde dann zu diesen Zoosporen ein eben abgerissenes Bein einer Stubenfliege gebracht, so strömten nach diesem, insbesondere nach der Wundstelle des Beines hin, die Zoosporen so massenhaft zusammen, dass schon nach $^1/_4$ Minute an dieser Wundstelle sehr zahlreiche Zoosporen sich fanden, die nach 1 Minute eine dichte Anhäufung der an dieser Stelle schnell zur Ruhe kommenden Schwärmsporen gebildet hatten.

Eine ausgezeichnete Anziehung erhielt ich aber auch, als ich in eine solche Cultur eine einseitig zugeschmolzene Glascapillare brachte, welche als Inhalt $^1/_2$ prozentige Fleischextraktlösung enthielt. Die Zoosporen eilten sogleich massenhaft in diese Capillare, in der nach 5 Minuten einige hundert jener angesammelt waren. Ebenso brachte eine Capillarflüssigkeit mit $^1/_{16}$ Proz. Fleischextrakt eine immer noch recht ansehnliche Ansammlung der Schwärmsporen von Saprolegnia hervor. Auch wenn dafür gesorgt wurde, dass in dem Wasser sich nur wenige Zoosporen befanden, trat die Reizwirkung des Fleischextraktes auf diese sehr evident durch die natürlich unter diesen Umständen absolut geringere Ansammlung von Zoosporen hervor.

Ein anderes Resultat erhielt ich dagegen mit Culturen, die in gleicher Weise angestellt waren, in denen sich aber, weil bei niederer Temperatur (10—15° C.) gehalten, Zoosporen erst nach 2 bis 3 Tagen gebildet hatten. Die nicht so flink bewegten Zoosporen erfuhren jetzt durch Fliegenbeine eine ganz schwache oder gar keine Anziehung. Dieses war auch dann noch der Fall, als die Temperatur des Wassers vor dem Versuche auf 20° C. erhöht wurde, wodurch diese Zoosporen wohl etwas lebhafter, jedoch nicht so flink wurden, als diejenigen, welche in den vorgenannten Culturen durch Fleischextrakt energisch gereizt wurden.

Vielleicht hing dieser verhältnissmäßige oder gänzliche Indifferentismus mit der geringen Bewegungsfähigkeit der Zoosporen zusammen, und dass mit solcher die Empfindlichkeit abnimmt, wurde, wie früher mitgetheilt, auch für die Samenfäden der Farne und der Moose beobachtet. Da

ich aber diesen Gegenstand nicht weiter verfolgte, muss ich dahin gestellt sein lassen, ob die oben ausgesprochene Vermuthung richtig ist, und ob diese selbst bis zur Unmerklichkeit verminderte Reizbarkeit zufällig in meinen Versuchen sich einstellte oder sich unter bestimmten Culturbedingungen constant ergiebt.

Übrigens lassen die folgenden Versuche vermuthen, dass noch andere Umstände die Ansammlung der Zoosporen von Saprolegnia ferax an Fliegenbeinen und in Fleischextrakt verhindern können. Gegen beide verhielten sich nämlich so gut wie indifferent lebhaft bewegte Zoosporen, die unter Deckglas sich befanden. Unter verschiedenen Faktoren, die in Betracht zu ziehen wären, könnte man auch daran denken, dass schon eine geringe Menge des Reizmittels im umgebenden Wasser die Empfindlichkeit der Zoosporen sehr abstumpft, doch kann erst eine nähere Untersuchung über diese und andere Fragen entscheiden.

Gelegentlich der oben behandelten und anderer Untersuchungen kamen auch einige Flagellaten und Infusorien zur Beobachtung. Unter diesen wurde Trepomonas agilis Dj., eine chlorophyllfreie Flagellate, massenhaft in eine Capillare mit Lösung von Fleischextrakt gelockt, während Euglena viridis sich gegen Fleischextrakt und gegen Grasdecoct indifferent zeigte. Andere Organismen der oben genannten Familien, unter ihnen Chilomonas paramecium Ehrbg. und Cyrtostomum leucas St., wurden von Fleischextrakt nicht oder, wie Chilomonas, nur schwach angezogen, doch sammeln sich die beiden eben genannten Objekte mehr oder weniger entschieden um Fliegenbeine.

XII. Allgemeines.

Nach den mit Samenfäden, Spaltpilzen und Schwärmsporen von Saprolegnia gewonnenen Resultaten kann man nicht zweifeln, dass chemische Reize vielfach, in Anpassung an die Lebensweise frei beweglicher Organismen, dazu dienen, diese an die zu ihrem Wirken und Fortkommen geeigneten Stätten zu führen. So wird man auch an Reize durch einen ausgeschiedenen Stoff zunächst denken, um die Beobachtungen A. Fischer's[1]) zu erklären, nach denen die Schwärmer der Parasiten von Saprolegnieen, von Olpidiopsis, Rozella und Woronina nur an ihre spezifischen Nährsaprolegnien sich festsetzen. Ob diese Auswahl von der spezifisch differenten Empfindlichkeit dieser Schwärmer abhängt, muss freilich erst, wie die ganze Frage, empirisch entschieden werden, um so mehr, als für Ansetzen und Fort-

1) Jahrb. f. wiss. Bot. 1883. Bd. 13. p. 303.

entwicklung verschiedene Faktoren in Betracht kommen. Nahe liegt u. a. auch die Annahme, dass die Schwärmer von Pythium, Chytridium und anderen Parasiten auf ihrem Wege zu den Nährpflanzen von chemischen Reizwirkungen geleitet werden.

Richtungsbewegungen durch chemische Reize werden sicherlich auch noch vielfach für die nicht zu freier Ortsbewegung befähigten Pflanzen aufgedeckt werden, in denen ja chemische Reizungen mannigfachst eingreifen und bekanntlich bei Drosera, Dionaea und anderen fleischverdauenden Pflanzen auch Krümmungsbewegungen veranlassen. Diese finden zwar, unabhängig von der Angriffsrichtung des Reizes, in einer bestimmten Bahn statt, doch macht sich bei Drosera eine Abhängigkeit von der Reizrichtung in so fern bemerklich, als bei Fortleitung des Reizes von einem Haare zum anderen die so gereizten Drüsenhaare sich nicht, wie bei direkter Reizung ihres eigenen Köpfchens, nach der Blattmitte krümmen, sondern nach dem Haare hin, von welchem der Reiz ausging[1]), und auch die Einrollung der Blattlamina von Drosera und Pinguicula ist, wenn auch stets nach der Innenseite, doch immerhin nach dem Reizmittel hin gerichtet.

Wachsthumskrümmungen, als deren Ursache eine chemische Reizwirkung zunächst die größere Wahrscheinlichkeit für sich hat, kennen wir durch DE BARY[2]) für die in Wasser wachsenden Saprolegnieen. Die Nebenäste dieser Pflanzen krümmen sich nämlich, wenn sie in die Nähe eines Oogoniums von bestimmtem Entwicklungsstadium gelangen, nach dem Oogonium hin, und zugleich ist die Bildung des Antheridiums an dem Nebenaste eine Folge dieser Reizwirkung, welche aber an ein bestimmtes Entwicklungsstadium geknüpft ist, ungefähr mit der Abgrenzung des Oogoniums beginnt und nach der Eibildung aufhört. Auch die in das Oogonium eingewachsenen Befruchtungsschläuche wenden sich in Folge einer Reizwirkung dem Ei zu[3]). Ferner fand KIHLMAN[4]), dass die Ascospore von Melanospora parasitica während und einige Zeit nach der Keimung bis auf eine Entfernung der 4 bis 5 fachen Sporenlänge durch die umgebende Flüssigkeit hindurch auf die wachsenden Schläuche von Isaria farinosa einen Reiz ausübt, welcher diese veranlasst, sich nach der Spore von Melanospora hinzukrümmen.

Für die eben besprochenen Beispiele ist zwar als Ursache eine chemische Reizwirkung noch nicht festgestellt, die aber jedenfalls weit mehr

---

1) DARWIN, Insektenfressende Pflanzen 1876. p. 221.

2) Beiträge zur Morphologie und Physiologie d. Pilze 1881. IV. Reihe. p. 85. 90. — Außerdem scheint diesen Schläuchen eine den Ranken analoge Reizbarkeit durch Contact zuzukommen.

3) DE BARY, l. c. p. 40.

4) Zur Entwicklungsgeschichte d. Ascomyceten 1883. p. 12 (Sptzg. aus Acta Soc. Scient. Fenn Bd. 13).

Wahrscheinlichkeit für sich hat, als eine Reizwirkung durch die Diffusionsbewegung als solche, oder etwa durch elektrische Wirkung[1]).

Vermuthlich wird eine von richtigen Gesichtspunkten geleitete Forschung unter den mannigfachen Reizwirkungen, die nutzbringend im Dienste der Pflanze verwendet sind, auch chemische Reizwirkungen aufdecken. An solche ist z. B. da zu denken, wo es sich um die Leitung von Parasiten zur Nährpflanze oder allgemein um Aufsuchen von Nahrung, sei es durch Pilze oder durch Wurzeln und Wurzelhaare handelt, ferner in den mannigfachen Copulationsvorgängen der Pilze und Algen, auch bei der Leitung des Pollenschlauches zur Eizelle.

Das Hinwachsen der Keimschläuche von Saprolegnia zu Insectenlarven, welches A. Fischer[2]) angiebt, wäre als eine vermuthliche Folge chemischer Reizwirkung für diese Pflanze durchaus zweckentsprechend. Ich will auch nicht die Richtigkeit dieser Beobachtung bestreiten, jedoch bemerken, dass die Bedingungen, unter welchen Ablenkung erfolgt, näher zu ermitteln sind, da bestimmt ein Fliegenbein in unmittelbarster Nähe durchaus keine Anziehung auf die aus Schwärmern von Saprolegnia ferax hervorgewachsenen Keimschläuche ausübte, als ich diese in erstarrter Gelatine sich entwickeln ließ, in welcher auch ein Fliegenbein eingebettet war. Dieses negative Resultat ist aber in dieser Frage um so weniger entscheidend, als auch die Zoosporen von Saprolegnia sich je nach Umständen verschieden gegen Fliegenbeine und Fleischextrakt verhielten (p. 467).

Wie obige wurden auch Versuche nicht kritisch weiter verfolgt, in denen wenige Sporen von Penicillium glaucum oder Phycomyces nitens in $1^1/_2$ prozentiger Gelatine zum Keimen gebracht wurden, die neben einer kleinen Menge anorganischer Nährsalze etwas Zucker oder weinsaures Ammoniak enthielt. Nach Bildung des Keimschlauches wurde dann bis in die Nähe dieses die Öffnung einer Capillare geschoben, die 8 prozentige Lösung von Grasextrakt enthielt. Während dieses langsam in die Gelatine diffundirte, erfuhren die energisch fortwachsenden Pilzhyphen keine Ablenkung, verzweigten sich aber, besonders bei Verwendung nährstoffarmer Gelatine, reichlicher in der Diffusionszone des Grasextraktes. Ebenso erfuhren die dicht an der Narbe von Typha latifolia vorbeiwachsenden Pollenschläuche dieser Pflanze keine Ablenkung, als die Keimung in einer 10 Proz. Rohrzucker oder Traubenzucker enthaltenden $1^1/_2$ prozentigen Gelatine vor sich ging[3]).

1) Nägeli (Theorie d. Abstammungslehre 1884. p. 388) vermuthet, dass elektrische Anziehung bewegliche Sexualzellen zusammenführt.

2) Jahrb. f. wiss. Bot. 1882. Bd. 13. p. 304.

3) Nach Kny (Sitzungsb. d. Brandenburg. Bot. Vereins Bd. 23. Juli 1881) kommt den Pollenschläuchen weder Heliotropismus noch Geotropismus zu, und auch durch Contact sind sie nicht reizbar. Dagegen vermuthet Tomaschek (Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1881. Bd. 84. Abth. 1. p. 612) hydrotropische Bewegungen der Pollenschläuche. Über den thatsächlichen Weg der Pollenschläuche in die Narbe vgl. Dalmer, Über die Leitung d. Pollenschläuche 1881, Sptzg. aus Jenaisch. Zeitschrift f. Naturw. 1880. Bd. 14.

Ich unterlasse es, hier näher auf diese Experimente einzugehen, durch welche die Frage nicht erledigt ist, ob Krümmungsbewegungen durch chemische Reize in den genannten Objekten erzielt werden.

In größter Allgemeinheit spielen aber chemische Reizwirkungen im Stoffwechsel des Organismus sich ab, sei es um den Anstoß zu chemischen Prozessen zu geben, oder sei es, dass solche als auslösende Ursache Wachsthums- und Bewegungsvorgänge reguliren oder veranlassen. Denn wenn z. B. eine Pflanze erst mit Zufuhr von Sauerstoff ihr Wachsthum beginnt oder dieses beschleunigt, so ist hier der Sauerstoff der äußere Reiz, der, vermöge seiner Affinitäten in den Stoffwechsel eingreifend, zugleich zu einer Kette von Vorgängen Veranlassung giebt, in denen Spannkraft in lebendige Kraft im Dienste des Organismus umgesetzt, eine Auslösung also durch jenen Eingriff des Sauerstoffs, gleichviel ob in direkter oder in indirekter Weise, vermittelt wird. Ebenso wird durch Kalium oder Phosphorsäure das Wachsthum einer Pflanze beschleunigt oder veranlasst, wenn dieses zuvor durch den Mangel an jenen Stoffen gehemmt war oder stille stand.

Überhaupt beruht ja in der Umsetzung eines aufgenommenen Nährstoffes nach chemischen Äquivalenten nicht seine einzige Bedeutung für den Organismus, in welchem harmonisches Zusammenwirken der zum Leben gehörigen Thätigkeiten nur durch Verkettung dieses einen Prozesses mit anderen möglich ist, und in diesen mannigfachen Verkettungen handelt es sich wohl nie allein um Übertragung von lebendiger Kraft, um Vorgänge also, in denen die in einem Systeme geleistete Arbeit dem Verluste von Energie in dem einwirkenden Systeme äquivalent ist, sondern auch um auslösende Wirkungen, deren Eigenheit eben darin besteht, dass sie nur den Anstoß zur Umsetzung von Spannkraft in lebendige Kraft geben, ein Prozess, in dem ein äquivalentes Verhältniss zwischen der Energie des auslösenden und ausgelösten Vorganges nicht bestehen muss[1]).

Zur richtigen Würdigung dieses Zusammenhanges, der uns im allgemeinen in den Nährstoffen und ihrer nächsten Verarbeitung den Ausgangspunkt von Reizwirkungen im Organismus erkennen lässt, bedarf es noch nicht der näheren Kenntniss der unter Umständen sicher sehr complicirten Verkettung zwischen dem äußeren Anstoß und dem als eine endliche Folge uns entgegentretenden Vorgang des Stoffwechsels oder Kraftwechsels, ein Zusammenhang, der uns überhaupt noch in keinem Falle zwischen Reiz und Reizerfolg lückenlos aufgedeckt ist (vgl. p. 395).

Es bedarf wohl kaum eines längeren Hinweises, dass nicht allein ein unentbehrlicher Nährstoff, sondern auch andere Körper, als chemische Reizmittel, übrigens in analogem Sinne wie die Nährstoffe, eingreifen können. Unter vielen Beispielen will ich deshalb hier nur erinnern an das Chloro-

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiol. 1881. Bd. 1. p. 4.

form, das die Reizbewegungen von Mimosa pudica und die Strömungen im Protoplasma sistirt, und erwähnt sei noch das Ammoniak, das, nicht vermöge seiner Eigenschaft als Nährstoff, in Gasform Reizbewegungen von Mimosa, Staubfäden von Berberis u. s. w. auszulösen vermag und schon in großer Verdünnung die Strömungen im Protoplasma zum Stillstand bringt.

Schon die Erwägung, dass irgend ein äußerer Anstoß im Organismus weiterhin durch Reizwirkungen mit dem endlichen Erfolge verkettet sein kann, führt auf innere Reize, d. h. auf Vorgänge irgend welcher Art im Organismus, welche die auslösende Ursache irgend welcher Prozesse werden. Ohne innere Reize ist die zur Existenz des Organismus unerlässliche Wechselwirkung zwischen Zellen und Organen undenkbar, welche in jeder Pflanze in zweckentsprechender Weise uns entgegentritt[1]). In diesen Wechselwirkungen sind sicher auch sehr oft chemische Körper und chemische Prozesse innere auslösende Ursachen, und z. B. ein Reiz sind die Stoffmetamorphosen in einer austreibenden Knospe jedenfalls gegenüber denjenigen Stoffmetamorphosen, welche fern von der wachsenden Knospe im Stamme des Baumes sich abspielen, während die hier deponirten Reservestoffe, eben durch den Stoffwechsel in den wachsenden Knospen veranlasst, chemische Metamorphosen erfahren, um zu den fernen Verbrauchsorten zu wandern. Ein Aufdecken des causalen Zusammenhanges dieser Wechselwirkungen — gewiss ein dankbares und bedeutungsvolles Gebiet für künftige Forschungen — wird sicher auch in speziellen Fällen Fermente als innere Reizursache öfters kennen lehren. Als solche treffen wir diese chemischen Reizmittel schon z. B. in den Fällen, in welchen sie aus dem Samenlappen des Mais, der Dattel u. s. w. in das Endosperm ausgeschieden, in letzterem chemische Metamorphosen verursachen.

Obige Hinweise werden genügen, um die Allgemeinheit auch chemischer Reize im Dienste des Organismus zu kennzeichnen, und ich will nur noch auf die Drüsenhaare von Drosera hinweisen, in welchen, wohl sicher durch Übertritt eines Stoffes, die Zusammenballung im Zellsaft veranlasst wird, welche in ihrem Fortschreiten von Zelle zu Zelle zugleich ein schönes Beispiel der Ausbreitung eines chemischen Reizes ist[2]).

Das Wort »Reiz« ist durchgehends in dem weiteren Sinne genommen, in welchem es sich im Sprachgebrauch der Thierphysiologie seit Jahren eingebürgert hat[3]), wenn ich auch nirgends gerade die präcise Definition gefunden habe, dass jede auslösende Wirkung auf den und in dem lebenden Organismus als Reiz zu bezeichnen ist. Reizbarkeit kommt hiernach

1) Vgl. Pfeffer, l. c. p. 310.

2) Vgl. Pfeffer, Osmot. Untersuchungen 1877. p. 196.

3) Vgl. z. B. R. Müller, Physiol. d. Menschen 1844. IV. Aufl. p. 27; Fechner, Elemente d. Psychophysik 1860. p. 17; Hermann, Grundriss d. Physiologie 1870. III. Aufl. p. 6, 297 u. a.

nur dem lebenden Organismus zu, und nur insofern die Auslösung an den lebenden Zustand des Organismus gekettet ist, haben wir dann von Reiz und Reizwirkung zu reden.

Der allgemeine Begriff der Auslösung gilt also auch für die Reizung, die nur ein spezieller Fall jener ist, und der Reizung, wie der Auslösung, steht die mechanische Übertragung oder äquivalente Umsetzung gegenüber. Während in letzterer nur Wechselwirkungen nach mechanischen Äquivalenten stattfinden, ist das auslösende Agens nur der Anstoß, durch welchen Spannkräfte in Action gesetzt werden. So ist es eine Auslösung, wenn der Flügelschlag eines Vogels etwas Schnee am Bergesgipfel loslöst, der zur Lawine anwachsend zu Thale donnert, oder der Fingerdruck des Telegraphisten durch Schluss der Kette die Signalglocken der Eisenbahn zum Läuten bringt [1]. Diese und andere Beispiele lehren unmittelbar, dass ein mechanisch äquivalentes Verhältniss zwischen auslösendem Anstoß und ausgelöster Action nicht besteht und auch beide in qualitativer Hinsicht incommensurabel sind, wie ja natürlich, da die Qualität der Leistung durchaus von dem in Action gesetzten Systeme und seiner spezifischen Leistungsfähigkeit abhängt. Es gilt dieses ebenso für Reiz und Reizwirkung im Organismus, und ich brauche nur daran zu erinnern, wie z. B. nicht commensurabel sind die reizende Äpfelsäure und die durch sie veranlasste Körperwendung eines Samenfadens, oder der Lichtstrahl und der durch ihn angeregte Heliotropismus. Übrigens verweise ich auf meine Pflanzenphysiologie, in welcher ich die auf unseren Gegenstand bezüglichen Grundzüge entwickelte.

Indem wir auslösende Wirkungen auf den und in dem Organismus Reize nennen, ist vollständig definirt, was unter Reiz zu verstehen ist, und so weit als in physikalischen und chemischen Fragen mechanische Übertragung und Auslösung auseinander zu halten sind, wird dieses im allgemeinen auch in physiologischen Fragen möglich sein, sofern in die be-

---

1) Nachdem Dutrochet (Réch. sur la structure intime d. animaux et d. végétaux 1824. p. 107. 117. 130 u. s. w.) klare Vorstellungen über die nur auslösende Wirkung von Licht und Schwerkraft im Heliotropismus und Geotropismus ausgesprochen (gegen die er übrigens selbst theilweise in späteren Jahren verstieß), lässt die botanische Literatur bis in die jüngere Zeit im allgemeinen eine richtige Würdigung des Verhältnisses zwischen auslösender Ursache und ausgelöster Action vermissen, abgesehen etwa von einigen rapiden Reizbewegungen, wie denen der Mimosa pudica. Es war dieses wohl zum guten Theil begründet in dem Bestreben, als unmittelbare Wirkungen des äußeren Agens diejenigen Veränderungen anzusehen, welche der mechanischen Action, die als Erfolg einer Reizung uns entgegentritt, zunächst zu Grunde liegen. Eine allgemeine umfassende und richtige Würdigung des Verhältnisses zwischen auslösender Ursache und ausgelöster Action habe ich dann in meiner Pflanzenphysiologie (1881. Bd. 1. p. 4) entwickelt, in der ich auch das Wort Reiz als gleichbedeutend mit auslösender Wirkung im Organismus benutzte. In der Folge hat dann auch Sachs diesen Gegenstand mit Klarheit behandelt (Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1882. p. 717).

züglichen Vorgänge eine genügende Einsicht gewonnen ist, ohne die begreiflicherweise nicht immer mit Sicherheit eine Entscheidung zu treffen sein wird.

Wie dem Leben kommen natürlich auch dem im Lebensprozesse sich abspielenden Auslösungsvorgang besondere Eigenthümlichkeiten zu, doch dürfte es wohl nicht gelingen, der Reizung ein weiteres Attribut beizulegen, das in eine allgemein gültige Definition passte. So finde ich auch nicht zutreffend den Ausspruch von Sachs[1]: »Das den reizbaren Organen Eigenthümliche liegt weniger darin, dass sie vermöge des labilen Gleichgewichtes ihrer Theile in Bewegung gerathen, als vielmehr darin, dass sie später wieder ihren reizbaren Zustand, ihr labiles Gleichgewicht von selbst annehmen.« Denn den Rückgang in den früheren Zustand treffen wir z. B. auch im Telegraphenapparat, dessen Läutewerk nur so lange thätig ist, als der Fingerdruck die Kette geschlossen hält, und in die durch Fermente veranlassten Umsetzungen, die ich, soweit sie im Organismus sich abspielen, zu den Reizwirkungen zähle, werden nicht nothwendig die erzielten Stoffwechselproducte in die Ausgangsstoffe zurückverwandelt. Wohl ist mir bewusst, dass verschiedene Reizvorgänge, trotz des andauernden Reizes, rückgängig werden, aber das gilt nicht allgemein und für alle Organismen ist, ebenso gut wie für mechanische Apparate, Auslösung nur so lange möglich, als Betriebskraft geboten ist.

Die hier behandelten Richtungsbewegungen von Samenfäden, Bacterien und Schwärmern von Saprolegnia[2] haben mit anderen Richtungsbewegungen gemeinsam, dass das auslösende Agens, um als Reiz zu wirken, einseitig oder wenigstens von einer Seite intensiver wirken muss. Solches ist bekanntlich auch Bedingung in den phototaktischen Bewegungen der Schwärmsporen, der Desmidiaceen, Diatomeen und Myxomyceten, ebenso bei den Richtungsbewegungen der nicht mit freier Ortsbewegung begabten Pflanzen, die als Heliotropismus, Geotropismus, Hydrotropismus, Thermotropismus, Galvanotropismus bekannt sind, sowie bei den durch Berührung erzielten Reizbewegungen der Wurzeln und allseitig empfindlicher Ranken. Diese Krümmungsbewegungen schreiten, so gut wie die locomotorischen Richtungsbewegungen, so lange fort, bis die Körperachse eine bestimmte Stellung gegenüber der Angriffsrichtung des Reizes erreicht hat, doch wird dieses Ziel naturgemäß in formell anderer Weise und mit anderen Mitteln bei den frei beweglichen Organismen erreicht, die einfach eine entsprechende Körperdrehung ausführen können, als bei den festgewurzelten Pflanzen, die nur zu Krümmungsbewegungen befähigt sind. Bei Orthotropismus letzterer ist die Gleichgewichtslage erreicht, wenn die Hauptachse

1) L. c. p. 722.

2) Nach Analogie mit anderen Bezeichnungen könnte man hier von Chymitropismus oder Chymitaxis sprechen.

mit der Angriffsrichtung des Lichtes, der Schwerkraft, des Wasserdampfes zusammenfällt, und Analoges gilt für die durch Licht oder chemische Reize erzielten Reizbewegungen der Schwärmsporen, Samenfäden und Bacterien. Auch der transversale Heliotropismus und Geotropismus findet seine Analogie in dem frei beweglichen Closterium und Pleurotaenium, deren Hauptachse sich nach Stahl[1]) senkrecht gegen Licht höherer Intensität stellt.

Jedenfalls ist ein vergleichendes Studium der Reizvorgänge in frei und nicht frei beweglichen Pflanzen geboten, denn um Reizbarkeit des lebendigen Organismus, somit des Protoplasmakörpers, handelt es sich ja in jedem Falle. Die endlichen Erfolge freilich sind dem Zwecke und dem Bewegungsvermögen angepasst und es ist selbstverständlich, dass wir aus der Wendung der Schwärmsporen oder Samenfäden nach dem Lichte oder nach chemischen Reizen hin nicht auf eine durch analoge Reize veranlasste Wanderung des Protoplasmakörpers innerhalb der Zelle schließen können, ja dass zu solchem Schlusse selbst die durch Lichtreiz veranlassten Plasmodienbewegungen der Myxomyceten nicht zwingen. Immerhin wird durch derartige Erfahrungen unser Augenmerk auf die Möglichkeit einer solchen Protoplasmawanderung in Folge äußerer Reize gerichtet, die wenigstens eine Stufe in der Kette von Prozessen vorstellen könnte, welche zwischen Reizursache und dem endlichen Erfolge der Reaction liegen[2]).

Die uns hier beschäftigenden, ihrer Qualität nach verschiedenen äußeren Reizursachen haben zunächst nur gemeinsam, dass die Flanken des reizbaren Organismus in ungleicher Weise afficirt werden müssen, um eine auslösende Wirkung zu erzielen. Diese wird aber selbstverständlich nur durch die spezifische Sensibilität des Organismus gegen dieses oder jenes Agens ermöglicht, und so lange unbekannt ist, welche nächste Wirkung der äußere Reiz erzielt, lässt sich nicht darüber discutiren, in wie weit bei verschiedenen Reizen Analogien in dem unmittelbaren Vorgang der Perception des Reizes bestehen, und ebenso mangelt uns die nöthige Einsicht, um zu entscheiden, ob und wie die verschiedenen Reizwirkungen in ihrem Verlaufe, oder in einem Theile dieses, Übereinstimmung oder Abweichung bieten.

Die Angriffsweise der Reizursachen aber ist verschieden. Denn während z. B. Licht und Wärme als Ätherschwingungen in das Innere des Organismus sich fortsetzen, und in diesem die Schwerkraft durch die Massenanziehung zur Geltung kommt, gelangt der durch Contact reizende feste Körper in einer hautumkleideten Zelle nicht an den sensiblen Protoplasmakörper selbst, dem also der Reiz durch die Zellwand in analoger Weise vermittelt werden muss, wie Druck oder Reibung durch die Haut den Nerven unseres Körpers. Was die von uns speziell behandelten chemischen Reizmittel anbelangt, so ist die Aufnahme von Sauerstoff und Nähr-

1) Botan. Ztg. 1880. p. 392.

2) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiol. 1881. Bd. 2. p. 331.

stoffen in Bacterien gewiss, auch die Aufnahme von Äpfelsäure und Rohrzucker in die Samenfäden muss uns ebenfalls wahrscheinlich dünken, doch lässt sie sich aus der Reizwirkung dieser Agentien nicht behaupten. Denn durch die bestimmten Schwingungen in den an den Protoplasmakörper anprallenden Molekülen des chemischen Reizmittels (und solches Anprallen würde auch bei Gegenwart einer Zellhaut zutreffen) könnte ja ein Mittönen im Protoplasmaorganismus, oder speziell in der spezifisch sensiblen Materie dieses, erweckt und so die Auslösung veranlasst werden. Undenkbar wäre das nicht, denn auch die Saite wird in Schwingungen gesetzt durch die Vibration der bestimmten Töne, auf welche sie gestimmt ist, und bestimmte Töne führen im Jodstickstoff Schwingungen herbei, die zur Explosion dieses Körpers führen. Auch liegt bekanntlich Nägeli's [1]) Theorie der Gährung die Annahme zu Grunde, dass die in die Umgebung fortgepflanzten spezifischen Bewegungszustände des lebenden Organismus der Hefezelle extracellular in den Zuckermolekülen die zu ihrer Spaltung führenden Schwingungen erregen.

Wie sich die Sache in unseren Fällen mit den chemischen Reizmitteln verhält, ist, abgesehen von der Thatsache, dass Nährstoffe in die Spaltpilze eintreten, nicht zu entscheiden. So viel lässt sich aber aus dem Mangel eines Richtungsreizes in homogener Lösung ableiten, dass die Aufnahme als solche nicht zum Reize wird, wie die Bacterien sicher lehren, und dass, sofern die Oberfläche nicht überall gleich gut zur Aufnahme befähigt ist (was ja eher wahrscheinlich ist), die so erzielte ungleiche Aufnahmethätigkeit nicht als Reiz wirkt. Ferner hat die Äpfelsäure weder auf die Lebensdauer, noch auf die Bewegungsschnelligkeit der Samenfäden der Farne einen merklichen Einfluss.

Deshalb wird aber doch bei homogenem Angriff durch die genannten Agentien die Sensibilität des Organismus in Anspruch genommen, ohne dass eine Richtungsbewegung eintritt, die eben nur Folge des Unterscheidungsvermögens des Mehr und Weniger des Reizes ist [2]).

Die Reizwirkung des allseitig gleichmäßig angreifenden Agens giebt sich darin kund, dass mit steigendem homogenen Reize erst ein absolut grösserer Intensitätszuwachs des einseitig angreifenden Reizes eine Unterschiedsempfindung zu erwecken vermag. Die Belege hierfür sind speziell für die durch Äpfelsäure reizbaren Samenfäden der Farne erbracht worden (p. 397),

---

1) Theorie d. Gährung 1879. p. 31.

2) Wie in diesem Falle eine Differenz der Wirkung, d. h. ungleich intensiver Angriff auf verschiedene Flanken des Organismus, wird in anderen Fällen, in denen allseitiger Wechsel in Betracht kommt, die Veränderung in der Intensität des äußeren Agens die Ursache einer Reizung, welche sich in Modifikation des bisherigen Zustandes, sei es durch eine Bewegung oder einen anderen Vorgang kund giebt. So kommt dann der Organismus in den der Stabilität äußerer Angriffe entsprechenden Gleichgewichtszustand, in welchem er sich übrigens, wie aus dem Texte hervorgeht, in einem Reizzustand befinden kann.

doch ist bei dieser Gelegenheit darauf hingewiesen, wie die obige Beziehung zwischen Reiz und Reizzuwachs, wenigstens in allgemeinster Form, für viele andere Reizungsvorgänge sicher oder mit Wahrscheinlichkeit Gültigkeit hat, und ich möchte annehmen, dass dieses speziell für sämmtliche oben genannte Richtungsreize gilt, die durch einseitigen Angriff zur Geltung kommen.

Die obige Beziehung etwas anders ausgedrückt sagt also, dass die Empfindlichkeit oder die reizempfängliche Stimmung des Organismus durch die allseitige Reizwirkung abgestumpft wird und zwar um so mehr, je größer diese wird. Solche Stimmungsänderung ist aber nur Folge der Reizwirkung, mit der sie steigt und fällt, ist keine Stimmungsänderung, die dem Organismus, z. B. in bestimmten Culturbedingungen, anerzogen wurde. Mehr oder weniger haben ja die Culturbedingungen immer Einfluss auf den Zustand und damit auch auf die Sensibilität der Pflanze. Eine unter günstigen Umständen erwachsene Sinnpflanze ist z. B. leichter reizbar als eine kümmerlich ernährte, und bekannt ist, wie u. a. die im Dunklen erwachsenen Keimlinge heliotropisch empfindlicher sind, als die am Licht cultivirten Keimlinge derselben Pflanze. Wird auch durch derartige Culturbedingungen, ferner auch durch niedere Temperatur oder andere ungünstige äußere Verhältnisse, die Empfindlichkeit, also auch die Reizschwelle, verschoben, so kann es doch keinem Zweifel unterliegen, dass hinsichtlich der Unterschiedsempfindung die gleichen allgemeinen Relationen gültig bleiben.

Indem wir einen Intensitätsunterschied des äußeren Reizmittels, also eine einseitig überwiegende Wirkung des äußeren Reizmittels, als Ursache der auslösenden Wirkung ansprechen, der Pflanze also ein Unterscheidungsvermögen zwischen einem Mehr und Weniger des Reizmittels zuschreiben, tragen wir in jedem Falle den Thatsachen vollkommen Rechnung. Denn eine zur Richtungsbewegung führende auslösende Wirkung wird ja nur dann erzielt, wenn die Flanken des sensiblen Organismus einer verschiedenen Intensität des Reizmittels ausgesetzt sind, und sofern dieses nicht der Fall ist, das Reizmittel also gleichmäßig alle Flanken des Organismus trifft, bringt eine einseitige Verstärkung des auslösenden Agens eine Richtungsbewegung hervor. Es gilt dieses in gleicher Weise für Heliotropismus, Hydrotropismus, Thermotropismus, für die durch chemische Agentien und durch Contact auf allseitig empfindliche Organe hervorgerufenen Reizbewegungen, auch für Geotropismus, wie schon die bei gleichzeitigem Einfluß von Schwerkraft und Centrifugalkraft resultirenden Krümmungsbewegungen lehren.

Mit weiterer Zergliederung der näheren Bedingungen für auslösende Wirkung werden dann noch speziellere Fragen hinsichtlich der Angriffsweise des auslösenden Agens auftreten, wie z. B. die, ob das Agens in den Organismus eindringt oder nicht, oder ob die Pflanze durch jedwelchen

Helligkeitsunterschied gereizt werden kann, oder ob die Lichtrichtung maßgebend ist, oder besser gesagt, ob Lichtstrahlen nur insofern reizen, als sie die sensiblen Organe unter bestimmten Winkeln treffen und durchsetzen. Fragen dieser und anderer Art sind vollkommen berechtigt, aber, wie die Lösung auch ausfällt, die Empfindlichkeit der Pflanze gegen Intensitätsunterschiede bleibt doch die Ursache und die Bedingung für Reizung, denn ohne daß die Flanken von ungleich intensivem Lichte getroffen werden, vermögen Lichtstrahlen, gleichviel in welcher Richtung sie auftreffen, eine heliotropische Krümmung nicht zu erzeugen. Auch wenn die Bedingungen für Heliotropismus nicht gegeben sind, wird durch Belichtung dennoch, wie aus dem oben hinsichtlich der Unterschiedsempfindung mit steigendem Reize Gesagten folgt, diejenige Sensibilität in Anspruch genommen, auf der die heliotropische Empfindlichkeit bei Lichtunterschieden basirt. Ob nun thatsächlich eine bestimmte Richtung der Lichtstrahlen in dem Auslösungsvorgang entscheidend ist, wie Sachs annimmt, lässt sich zur Zeit nicht entscheiden, worauf ich schon früher bei der Darlegung der auf diesen Gegenstand bezüglichen Fragen hinwies[1]). Ebenso ist aus meinen[2]) Bemerkungen über die Schwärmsporen zu ersehen, dass gewisse Experimente Strasburger's, aus denen dieser die Lichtrichtung als Ursache der phototaktischen Reizwirkung der Schwärmsporen zu demonstriren versuchte, den Beweis für diese Annahme nicht erbringen.

Fragen der eben besprochenen und anderer Art kommen auch für Reizwirkungen durch andere Agentien in Betracht. So ist es für die speziell von uns behandelten Richtungsbewegungen durch chemische Reize noch nicht endgültig entschieden, ob es eines Eindringens in den Organismus zur auslösenden Wirkung bedarf. Weiter lässt sich auch hier die Frage aufwerfen, ob für die Reizung allein entscheidend ist, dass die Moleküle des wirkenden Agens, ganz unabhängig von ihrem Bewegungszustand, ungleich dicht um den Organismus, resp. um dessen sensible Theile gelagert sind, oder ob es darauf ankommt, dass diese Moleküle in bestimmter Richtung auf den Organismus treffen oder in diesen eindringen. Hier werden wir uns freilich unbedenklich für die erste Alternative entscheiden, denn in dem durch die Diffusion erzielten Bewegungszustand als solchem ist keine Reizursache gegeben, da nur das spezifische Reizmittel, nicht aber unter gleichen Bedingungen irgend ein anderer diffundirender Körper auslösend wirkt.

Selbstverständlich ist aber die Bewegung dem Ausgangspunkt des Reizmittels zugewendet oder abgewendet[3]), denn in der Verbreitung von einem Punkte aus liegt die Bedingung, dass die Reizursache einseitig

1) Pflanzenphysiologie 1881. Bd. 2. p. 330.

2) Ebenda. p. 373.

3) Transversale Reizstellungen sind zwar anders, jedoch gleichfalls in bestimmter Weise gegen das auslösende Agens orientirt.

intensiver wirkt und diese Sachlage bleibt dem Wesen nach dieselbe, wenn die Bewegung nach der Resultante aus verschiedenen Angriffsrichtungen orientirt wird. In diesem Sinne können wir also immer unbedenklich die Angriffsrichtung des Reizes als die Ursache des Reizes ansprechen und auf jene die Bewegungsrichtung beziehen.

XIII. Zusammenfassung einiger Resultate.

Zum Schlusse seien hier noch die wesentlichsten Resultate der Untersuchung zusammengestellt.

Manche mit freier Ortsbewegung begabte Organismen werden durch gewisse Stoffe zu locomotorischen Richtungsbewegungen veranlasst, sofern das Reizmittel in ungleicher Vertheilung in der umgebenden Flüssigkeit geboten ist. In den bisher bekannten Fällen steuern diese Organismen nach der concentrirten Lösung des Reizmittels hin, so lange nicht durch zu weit gehende Concentration eine abstoßende Wirkung veranlasst wird.

Für die Samenfäden der Farne und von Selaginella ist das spezifische Reizmittel Äpfelsäure, die gleich stark im freien Zustand und in ihren Salzen wirkt. Außerdem wurde nur noch in der Maleinsäure ein der Äpfelsäure analog, aber schwächer wirkender Körper kennen gelernt.

Das spezifische Reizmittel der Samenfäden der Laubmoose ist Rohrzucker.

Unbekannt ist noch, welche Stoffe das Einschwärmen der Samenfäden von Marsilia, Lebermoosen und Chara in das Archegonium dieser Pflanzen veranlassen, dessen entleerter Inhalt als Reizmittel wirkt. Nach den negativen Befunden gegen verschiedene Pflanzenstoffe muss das Reizmittel ein wenig verbreiteter Körper sein. Auch gegen den aus gekappten Pflanzenhaaren austretenden Inhalt verhielten sich die Samenfäden von Marsilia und Marchantia indifferent, ebenso gegen die aus dem geöffneten Archegonium der Laubmoose und der Farne sich entleerende Masse.

Für die schwärmenden Gameten von Chlamydomonas pulvisculus und Ulothrix zonata wurde kein spezifisches Reizmittel aufgefunden, und jene scheinen auch nicht durch eine gegenseitige Anziehung behufs der Copulation zusammengeführt zu werden.

Für schwärmende Spaltpilze ist jeder gute Nährstoff ein anlockendes Reizmittel. Diesen Organismen kommt also ein allgemeines Unterscheidungsvermögen gegen ein Mehr und Weniger von Nährstoffen zu, so wie sie auch ihre Richtungsbewegungen nach dem Sauerstoffbedürfniss reguliren.

Für die Schwärmsporen von Saprolegnia wurde anziehende Reizwirkung durch Fleischextrakt constatirt, das auch Trepomonas agilis, einen Organismus der Flagellaten, anlockt.

Die Empfindlichkeit der Samenfäden gegen ihre spezifischen Reizmittel ist sehr groß. Eine eben merkliche Reizwirkung auf die Samenfäden der Farne und von Selaginella übt noch eine Flüssigkeit mit 0.001 Proz. Äpfelsäure aus, und bei dieser Verdünnung reagiren auch noch die Samenfäden der Laubmoose auf Rohrzucker.

Diese Samenfäden lassen sich demgemäß als physiologisches Reagens benutzen und mit Hilfe der Spermatozoen der Farne ließ sich nachweisen, dass Äpfelsäure in den lebenden Zellen des Urmeristems und des Dauergewebes vorkommt.

Für Spaltpilze wurde die Reizschwelle nicht genau ermittelt. Übrigens werden auch diese Organismen schon durch eine sehr geringe Menge eines guten, erst durch eine größere Menge eines weniger guten Nährstoffes angelockt.

Mit zu hoher Concentration kommt endlich eine abstoßende Wirkung zu stande. Diese ist allgemein durch die höhere osmotische Leistung der Stoffe bedingt, doch können daneben noch spezifische abstoßende Reize zur Geltung kommen. So fliehen die Samenfäden der Farne Säuren und Alkalien, und concentrirte Lösungen neutraler äpfelsaurer Salze wirken, außer durch ihre Concentration, noch spezifisch abstoßend. Analog scheint sich die Sache mit Fleischextrakt gegenüber Bacterien zu verhalten.

Unter den Spaltpilzen ist Spirillum sehr viel empfindlicher gegen Concentration der Lösung, als Bacterium termo.

So weit die Concentration nicht störend eingreift, ist das für die Beziehung zwischen Reiz und den in uns erweckten Empfindungen ermittelte Weber'sche Gesetz auch der Ausdruck für das Verhältniss zwischen Reiz und Reaction der Samenfäden der Farne. Demgemäß muss, um eben merkliche Empfindung zu erzielen, der Zuwachs des Reizes stets in demselben Verhältniss stehen zu der Reizgröße, zu welcher er hinzukommt. Hiernach wächst die Empfindung (Reaction) nur in arithmetischer Progression, während der Reiz in geometrischer Progression zunimmt. Auch lehren diese Erfahrungen, dass Äpfelsäure in homogener Lösung, obgleich sie nicht richtend wirkt, doch einen Reiz auf die Samenfäden ausübt, welcher die Empfindlichkeit dieser mit steigender Concentration der Äpfelsäure abstumpft. Diese für die Samenfäden der Farne näher verfolgten Beziehungen gelten wahrscheinlichst auch für die Reizwirkungen auf Spermatozoen der Laubmoose und auf Bacterien.

Die Reizursache wird durch die spezifische Natur der Stoffe, nicht durch die Diffusionsbewegung als solche bedingt. Naturgemäß steuern die nach der concentrirteren Lösung sich hinbewegenden Organismen in einer der Diffusionsbewegung entgegengesetzten Richtung.

Die Reizung bewirkt eine bestimmte Richtung der Körperachse und erzielt hiermit, dass diese ohnehin mit fortschreitender Bewegung begabten

Organismen nach bestimmter Richtung hin fortschreiten. Bei den Samenfäden geschieht dieses ohne eine merkliche Beschleunigung der Bewegung, welche aber bei Bacterien gewöhnlich deshalb lebhafter wird, weil die Zufuhr von Nährstoffen, unabhängig vom Richtungsreize, eine beschleunigte Bewegungsthätigkeit veranlasst. Übrigens wird bei den in ihrer Bewegung hin und hergehenden Spaltpilzen die nach dem Reizmittel hinzielende Bewegung relativ vermehrt.

Hohe Concentration, Säuren, Alkalien und andere Körper wirken abstoßend, indem sie den umgekehrten Einfluss ausüben, wie anlockende Reizmittel.

Bei den Wendungen durch Richtungsreize bleibt die Körperform der Samenfäden unverändert und in einer entsprechend modifizirten Thätigkeit der Wimpern muss die mechanische Ursache der Körperwendung liegen. Das gilt auch für die Schwärmsporen von Saprolegnia und ebenso scheint es bei Spaltpilzen zu sein.

Ob nur die Wimpern sensibel sind oder ob der ganze Körper gegen chemische Reize sensibel ist, wurde nicht entschieden. Indess sind die Wimpern der Samenfäden gegen Contact empfindlich und dieses spricht sich bei Chlamydomonas darin aus, dass Berührung der Wimpern, aber auch andere äußere Ursachen, ein vorübergehendes Stillstehen der sich ausstreckenden Wimpern verursachen.

Die schraubigen Samenfäden der Farne und von Marsilia werden dagegen durch mechanische Wirkungen länger gestreckt, wenn sie sich in enge Kanäle eindrängen oder wenn der Samenfaden energisch vorwärts strebt, während sein hinteres Ende festgeklebt ist.

Die spezifischen chemischen Reizwirkungen sind der Bedeutung und Lebensweise dieser Organismen zweckentsprechend, denn die Samenfäden werden dadurch zu der Eizelle, die Spaltpilze und Schwärmsporen von Saprolegnia zu ihrer Nahrung geführt, während das Fliehen höher concentrirter Lösungen Schutz gegen die nachtheilige Wirkung dieser gewährt.

Das in dem sich entleerenden Inhalt des Halskanals befindliche Reizmittel hat im allgemeinen die Aufgabe, die ohnehin in die Nähe des Archegoniums (oder der Eizelle) kommenden Samenfäden zu der Eizelle zu führen. Die gleichzeitig entleerten schleimigen Stoffe nützen dadurch, dass sie das Wegwaschen des löslichen Reizmittels erschweren und durch Verlangsamung der Bewegung schnell heranschießender Samenfäden deren Eindringen in den Halskanal befördern.

Die Reizmittel für Samenfäden sind spezifisch verschieden, doch scheint, nach den Erfahrungen an Farnen und Moosen, in dem engeren Verwandtschaftsbezirke derselbe Stoff als Reizmittel zu fungiren. Demgemäß ist es nicht darauf abgesehen, durch besondere Reizmittel die Vereinigung von Sexualzellen der einer Familie angehörigen Pflanzen zu

vermeiden, und in der That dringen, wenigstens bis an die Eizelle, die Samenfäden anderer Arten in das Archegonium eines Farnkrautes. Die Samenfäden von Selaginella gelangen in dieses nicht, weil sie den mechanischen Widerstand des Schleimes nicht zu überwinden vermögen.

Bei Marsilia hat die Gallerthülle der Makrospore die Aufgabe, die zufällig an sie stoßenden Samenfäden dieser Pflanze festzuhalten und so auch für das Vorhandensein von Spermatozoiden in dem über dem Archegonium befindlichen Gallerttrichter zu sorgen. Diese Samenfäden werden dann mit dem Öffnen des Archegoniums nach diesem, durch die spezifische Reizwirkung des entleerten Stoffes, gelockt.

Auch bei Chara scheint das spezifische Reizmittel wesentlich zur Führung derjenigen Samenfäden zur Eizelle zu dienen, welche ohnehin in den sie festhaltenden gallertartigen Schleim der Eiknospe gelangten, über den hinaus die anziehende Wirkung jedenfalls gering oder vielleicht gar nicht vorhanden ist. Es liegen hier offenbar Anpassungen an die den submersen Pflanzen gebotenen Verhältnisse vor.

Ansammlungen frei beweglicher, nach allen Richtungen hinsteuernder Organismen kommen naturgemäß zu stande, wenn immer die an einen bestimmten Punkt gelangenden Individuen festgehalten werden. Hierauf beruht die Ansammlung der Samenfäden in der Gallerthülle der Makrospore von Marsilia. Eine auffällige derartige Ansammlung kommt auch zu stande, wenn man einen Quitten- oder Leinsamen zu Pandorina oder Gonium bringt, die in dem aus der Samenschale im Wasser hervorquellenden Schleime in ihrer Bewegung gehemmt und festgehalten werden.

X.

Zur Kenntnis der Kontaktreize.

Von

W. Pfeffer.

Mit einem Holzschnitt.

1. Einleitung und Experimente mit Ranken.

Bei verschiedenen Pflanzen werden bekanntlich durch Stoß, Reibung oder Erschütterung auffallende Reizbewegungen veranlasst, die nicht nur in ihrer habituellen Erscheinung und in ihrem zeitlichen Verlaufe, sondern auch hinsichtlich des auslösenden äußeren Anstoßes Differenzen bieten, welche letztere zur Unterscheidung von Stoßreizen und Kontaktreizen [1]) Veranlassung gaben. Bei letzteren bedarf es zu einer Auslösung der Reizbewegung einer fortgesetzten Berührung mit einem festen Körper, die unwirksam ist bei den gegen Stoßreize empfindlichen Organen, in welchen eine einmalige genügend kräftige Berührung eine weitgehende Bewegung veranlasst. Letzteres gilt z. B. für die Blätter von Mimosa pudica und Dionaea, für die Staubfäden von Cynareen und Berberis, für die Narben von Mimulus, Martynia und anderen Pflanzen, während die Ranken und die Drüsenhaare von Drosera bekannte Beispiele für Kontaktreize sind.

Diese in causaler Hinsicht noch unaufgeklärte Differenz in der Empfindlichkeit gab Veranlassung zu den im Folgenden mitzutheilenden Untersuchungen, aus welchen sich ergiebt, dass statischer Druck überhaupt nicht reizend wirkt, Ranken und Drüsenhaare auf Stoß (oder Zerrung) aber nur dann reagiren, wenn dieser diskontinuirlich ist und demgemäß un-

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie 1881, Bd. 2, p. 225. — Errera (Bot. Ztg. 1884, p. 564 Anm.) schlägt für die auf Kontakt erfolgende Krümmungsbewegung die Bezeichnung Haptotropismus vor.

gleiche Kompression an nahe benachbarten Punkten erzielt. Eine Reizung wird also nicht erzielt, wenn der im Stoß erzeugte Druck gleichmäßig über die Kontaktfläche vertheilt ist oder wenigstens sich nicht sprungweise ändert, und dieses besonderen Empfindungsvermögens halber bewirken Wasser, Quecksilber, flüssiges Öl oder genügend weiche Gelatinmasse bei noch so kräftigem Anprall keine Reizung der genannten Objekte, die auch unempfindlich gegen Erschütterungen sind, sofern in diesen nicht die genannten besonderen Reizbedingungen hergestellt werden. Dagegen werden Mimosa pudica und überhaupt die auf Stoßreiz reagirenden Pflanzen durch jede beliebige Erschütterung, also auch durch den Anprall von Wasser, Quecksilber oder Gelatinmasse gereizt.

Indem wir eine nähere Besprechung dieses Unterschiedes im Empfindungsvermögen auf später verschieben, wenden wir uns zunächst zu den Untersuchungen über Kontaktreize. Diese wurden hauptsächlich mit den Ranken von Sicyos angulatus angestellt. Da aber in wesentlichen Punkten gleiche Resultate für die Ranken von Passiflora gracilis, Bryonia dioica, Pisum sativum, Smilax aspera, Cobaea scandens und für die rankenähnlichen Blätter von Adlumia cirrhosa erhalten wurden, dürfte die Sensibilität aller Ranken und Blattkletterer in den wesentlichen Punkten übereinstimmen. Ebenso ergab sich für die Drüsenhaare von Drosera ein mit den Ranken übereinstimmendes Resultat.

Das Verhalten der Ranken bei Berührung und Umschlingen von Stützen ist genugsam bekannt, um mich hier, unter Verweisung auf die entsprechenden Kapitel in Handbüchern und auf die Originalarbeiten, mit einigen kurzen Bemerkungen begnügen zu können.

Bei wiederholter Berührung einer empfindlichen Ranke mit einem Stabe, einem Faden oder irgend einem festen Körper tritt sehr bald oder in einiger Zeit eine Einkrümmung an der Kontaktstelle ein, die nach Sistirung des Reizes noch gewisse Zeit zunimmt, um dann einer rückgängigen Bewegung Platz zu machen, durch welche die Krümmung allmählich wieder ausgeglichen wird. Wird aber die Reizung fortgesetzt, so umschlingt bekanntlich das freie Ende der Ranke allmählich die Stütze, auf welche sie, in Folge des Strebens, ihre Windungen noch weiter zu verengen, einen erheblichen Druck ausüben kann. Dieses fortschreitende Umschlingen der Stütze durch das freie Ende der Ranke erklärt sich daraus, dass mit der Einkrümmung an der gereizten Stelle immer neue Partien der Ranke in Kontakt mit der Stütze gebracht werden und dass ohnehin die Reizbewegung nicht auf die unmittelbar berührte Stelle beschränkt bleibt, vielmehr von dieser aus auf eine gewisse Strecke hin sich verbreitet. Da konstant gleichmäßiger Druck nicht als Reiz wirkt, würde die Ranke sich wieder von der Stütze abwickeln, wenn nicht fortdauernd neue Reizung hinzukäme, für welche die Ranke auch im eingekrümmten Zustand empfänglich ist. Für solche neue Reizung aber wird immer gesorgt, da schon

die Krümmungsbewegungen der Ranke, auch die auf eine Ausgleichung der Einkrümmung hinzielenden, Variationen in dem auf einem Punkte jeweils lastenden Druck erzielen und in gleichem Sinne auch Zerrungen wirken, wie sie durch Nutationsbewegungen der Ranke und der Internodien oder durch mechanische Bewegungen der Pflanze durch Wind und andere Ursachen erzielt werden. Allmählich wird dann die Einkrümmung durch Wachsthum fixirt und die Ranke ist damit dauernd an die Stütze befestigt.

Die spiralige Einrollung, welche der zwischen Stütze und Pflanze ausgespannte Theil bei ausgezeichneten Ranken erfährt, haben wir hier nicht näher zu betrachten. Ebenso bedarf hier keines Eingehens die mechanische Vermittlung dieser Krümmungsbewegung, über welche das derzeit Bekannte in meiner Physiologie (II, p. 218) zusammengestellt ist. Wie dort zu ersehen, werden diese Krümmungsbewegungen vermittelt durch relativ ungleiches Wachsthum der antagonistischen Flanken, und zwar ist dieses Wachsthum eine Folge der entsprechend ungleichen Turgordifferenz, welche sich durch die Reizung in der berührten und unberührten Seite der Ranke herstellt und in der konvex werdenden, freien Flanke der Ranke eine relativ stärkere Dehnung der Zellwandungen erzielt, der Wachsthum auf dem Fuße folgt.

Da die Ranken in ihren jugendlichsten Stadien noch nicht reizbar sind, im ausgewachsenen Zustand aber wieder die Reizbarkeit verlieren, ist diese natürlich in einem bestimmten Entwicklungsstadium am meisten ausgebildet. Dabei pflegen aber nicht alle Theile gleich sensibel zu sein. Bei den meisten Ranken ist der basale Theil nicht reizempfänglich und bei vielen ist in der sensiblen Zone nur eine Flanke durch Berührung reizbar. Letzteres ist unter den von mir benutzten Ranken der Fall bei Sicyos angulatus, Bryonia dioica, Passiflora gracilis[1]), während allseitige Empfindlichkeit den Ranken von Cobaea scandens, Smilax aspera und den rankenden Blättern von Adlumia cirrhosa zukommt. Diese allseitig empfindlichen Ranken ergaben in den hier zu behandelnden Fragen ein gleiches Resultat wie die einseitig empfindlichen Ranken.

Wie schon bemerkt, dienten zu den meisten Versuchen die Ranken von Sicyos angulatus, auf welche sich, soweit nichts anderes bemerkt, die zunächst folgenden Mittheilungen beziehen. Die Ranken dieser Pflanze sind meist 3- oder mehrtheilig und neben kleineren Zweigen finden sich auch solche, die bis 200 mm Länge erreichen. Im jugendlichen Zustand sind diese Ranken spiralig eingerollt und zwar so, dass die Konvexität von der später sensiblen Seite gebildet wird, welche empfindlich zu werden beginnt, noch ehe die Ranke sich gerade gestreckt hat. Mit der Geradestreckung tritt dann eine große Empfindlichkeit der Ranken ein, die besonders im

1) Über die Ranken von Pisum sativum vergl. Pfeffer, Physiologie II, p. 214.

vorderen Drittel ausgebildet ist und sich bis zur beginnenden schraubigen Einrollung in hohem Grade erhält.

Die Ranken von Sicyos geben an Empfindlichkeit nichts nach den Ranken von Passiflora gracilis, welche Darwin[1]) als die reizbarsten Ranken bezeichnet. Unter günstigen Verhältnissen genügt die einmalige kurze Berührung mit einem Stäbchen, um nach 30 Sek. eine merkliche Reizkrümmung als Erfolg zu erzielen. Bei etwas längerer Berührung tritt bald eine so schnelle Bewegung ein, dass man dieser mit freien Augen folgen kann und schon nach 10 bis 30 Sekunden ist dann eine weitgehende Einkrümmung erreicht. Auch gegen Fäden von nur geringem Gewicht ist die Ranke von Sicyos ebenso empfindlich wie die von Passiflora gracilis. Gegenüber dieser Pflanze hat aber Sicyos die Vortheile, dass neue Ranken sich schneller entwickeln und frühzeitiger empfindlich werden, ferner dass die Ranken steifer und schon bei niederer Temperatur sehr reizbar sind.

Sämmtliche Versuche mit Sicyos, sowie auch mit anderen Pflanzen, wurden in einem Gewächshaus ausgeführt, und zwar bei einer Temperatur zwischen 22—28° C.

Ein durchschlagender Beweis, dass Druck, Stoß oder Reibung nicht schlechthin als Reiz wirken, ergiebt sich aus den Experimenten mit Gelatine. Man kann nämlich mit erstarrter 5- bis 14procentiger Gelatine eine Ranke kräftig reiben oder schlagen, ohne irgend eine Reizung zu erzielen, die sofort eintritt, wenn dann dieselbe Ranke mit einer Nadel, einem Stäbchen oder einem anderen festen Körper nur sanft berührt wird.

Versuche dieser Art wurden sehr zahlreich und unter mannigfacher Variation mit stets gleichem Erfolge ausgeführt. Zu den Experimenten dienten meistens dünne Glasstäbe, welche durch Eintauchen in die durch Wärme verflüssigte Masse an der Spitze auf eine Strecke von 30—40 mm mit einer 1—5 mm dicken Schicht von Gelatine überzogen waren. Ist diese frei von festen Partikeln, so erhält man gleiches Resultat, gleichviel ob die Masse, neben Wasser, 5, 8, 10 oder 14 Procent Gelatine enthält, doch wurde, der festeren Konsistenz halber, zumeist eine Masse verwandt, die 10 oder 14 Procent lufttrockener Gelatine enthielt. Die lufttrockene Gelatine nimmt beim Einlegen in kaltes Wasser ungefähr 86 Procent von diesem auf und auch Streifen der so gequollenen Gelatine reizten die Ranken nicht.

Diese negativen Resultate werden aber nur erhalten, so lange die Gelatine an der Oberfläche genügend feucht ist, denn mit dem Abtrocknen wird Reizung der Ranken erzielt. Ich komme auf dieses Verhalten weiter-

[1]) Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen 1876, p. 131. Übrigens ist die hohe Empfindlichkeit der Ranken von Sicyos angulatus schon durch Asa Gray bekannt. (Siehe Darwin l. c.)

hin zurück und bemerke hier nur, dass solches Folge der Adhäsion ist, welche durch eine noch so dünne Wasserschicht auf der Oberfläche der Gelatine verhindert wird. Demgemäß fühlt sich nur feuchte Gelatine schlüpfrig an, während abgetrocknete Gelatine adhärirt und entsprechend ein ganz anderes Gefühl beim Betasten erregt. Diese aus Adhäsion entspringende Reizwirkung berührt nicht die Beweiskraft unserer Experimente, denen zufolge nicht jeder beliebige Druck oder Stoß als Reiz auf die Ranken wirkt. Denn eine dünne Wasserschicht auf der Oberfläche der Gelatine ist kein Hindernis, diese der Ranke fest anzupressen, und Wasser hemmt die Reizwirkung nicht, wie ein mit einer Wasserschicht überzogener Glasfaden oder ein mit Wasser vollgesogener Baumwollenfaden lehrt. Zur Verhinderung der Adhäsion und damit der Reizung genügt es übrigens, die Gelatinstäbe in Wasser zu tauchen und dieses abzuschleudern. Es findet dann für einige Minuten keine Adhäsion statt, die erst beginnt, nachdem schon einige Zeit eine sichtbare Wasserschicht auf der Oberfläche der Gelatine nicht mehr zu erkennen war. Der Sicherheit halber empfiehlt es sich, die Gelatine stets mit Wasser überzogen zu halten und nöthigenfalls in einem fortdauernden Versuche an die Kontaktstelle zeitweise einen Wassertropfen zu bringen, wodurch die Ranken nicht gereizt werden.

Unter Beachtung dieser Vorsichtsmaßregel konnte nie eine Ranke mittelst eines Gelatinstäbchens gereizt werden, gleichviel ob dieses ruhig angelegt war oder durch Drehung um die eigene Achse oder durch Auf- und Abwärtsbewegen reibend auf die Ranke an der Kontaktstelle wirkte. In solchen Versuchen waren die Gelatinstäbchen oft den Ranken so stark als möglich angepresst, so dass diese sehr erheblich zur Seite gebogen wurden, eine Reizung trat dennoch nie ein, obgleich die Ranke, sofort nach Entfernung der Gelatine an derselben Stelle mit einer Nadel oder einem Stäbchen berührt, nach 10—40 Sekunden in schneller Reizkrümmung sich befand.

Besonders sei noch bemerkt, dass auch bei schneller Reibung die Gelatine keinen Reiz erzielt. Solche schnelle Reibung führte ich theilweise durch rasches Drehen eines Glasstabes, theilweise mittelst eines Induktionsapparates aus. Letztere Versuchsanstellung ausgedehnt zu beschreiben hat keine Bedeutung, und so erwähne ich nur, dass an den Hammer eines Induktionsapparates ein mit 14procentiger Gelatine überzogener Glasfaden befestigt war, welcher sich gleitend an der Ranke auf- und abwärts derart bewegte, dass bei einer Excursionsweite von annähernd $1^1/_2$ mm in der Sekunde ungefähr ein dreimaliger Hin- und Hergang zu Stande kam. Die Ranke selbst bewegte sich hierbei nur wenig, obgleich die Gelatine ziemlich stark angepresst war. Es wurde dieses durch den sogleich anzugebenden Kunstgriff erreicht.

Die Eigenschaft der Gelatine, nicht zu reizen, lässt sich nämlich benutzen, um die Ranken an beliebigen Stellen festzuhalten. Zu dem Ende lege ich die Ranke an 10- bis 14procentige Gelatine, welche einen Über-

zug über einen Glasstab bildet, und bringe nun an diese Kontaktstelle einen oder einige Tropfen dem Erstarren naher Gelatine derart, dass die Ranke ganz in Gelatine eingebettet wird. Hält man diese Gelatine nass, so wird die umschlossene Ranke nicht gereizt und man kann diese sogar aus der Gelatine herausziehen, ohne dass eine Reizwirkung erfolgt. Wird eine Ranke in dieser Weise so in Gelatine fixirt, dass der 10 bis 20 mm lange Spitzentheil frei bleibt, so kann man nun diesen kräftig drücken und reiben, ohne dass starkes Ausbiegen oder Erzittern erfolgt, das oft störend ist, wenn man mit langen Ranken operirt. Ich habe deshalb diesen Kunstgriff oft benutzt und mit Hülfe desselben auch den schon erwähnten Versuch angestellt, in welchem den Ranken die Gelatine mit oder ohne Reibung stark angedrückt wurde. Bei solchem Verfahren werde ich im Folgenden kurz von Festhalten der Ranken mittelst Gelatine sprechen.

Die Ranken sind übrigens selbst gegen sehr starken Druck oder Stoß unempfindlich. Zur Feststellung dieses wurden die Ranken von Sicyos auf einen Gelatinstab gelegt und dann mit einem Stab aus 14 procentiger Gelatine so gedrückt oder geschlagen, dass die Ranke zwischen die beiden Gelatinmassen eingepresst wurde (als Gelatinstab sei der Kürze halber der mit Gelatine überzogene Glasstab bezeichnet). Reizung erfolgt unter diesen Umständen auch nicht bei dem kräftigsten Drücken und Schlagen, das freilich eine gewisse Intensität nicht überschreiten kann, weil bei zu hohem Druck oder zu kräftigem Stoß die Gelatine von der Ranke durchschnitten wird oder sich von dem Glasstab abschiebt. Dieserhalb kommt es auch nicht zu einem Zerquetschen der Ranke, die indess immerhin kräftigem Stoß und Druck ausgesetzt ist, wie das Gefühl bei gleich starkem Schlagen auf die Hand und der Umstand ergiebt, dass es erheblichen Druckes bedarf, um mittelst eines Drahtes von der Dicke der Ranke einen gleich starken Eindruck in die Gelatine zu erzeugen. Eine genauere Bemessung der Intensität des Stoßes oder des Druckes war für meine Zwecke ohne Bedeutung.

In solchen Experimenten kam, wie gesagt, keine Reizung zu stande, gleichviel ob die Ranken während längerer Zeit, bis zu 10 Minuten, dauernd oder mit Unterbrechungen gedrückt oder kräftig geschlagen wurden. Unmittelbar nach solcher Operation an derselben Stelle mit einem Metallstäbchen berührt, erwiesen sich die Ranken sehr reizbar; es hatte also Druck oder Stoß keine Sistirung der Empfindlichkeit zur Folge.

Auch während des Schlagens sind die Ranken empfindlich, denn sobald auf der Oberfläche der Gelatine sich feste Körper befinden, erfolgt eine Reizbewegung. Dieses ist z. B. der Fall, wenn man etwas feinen Sand auf die Gelatine streut oder auf diese ein wenig in Wasser aufgeschlemmten Thon bringt.

Ferner verhalten sich die Ranken nur gegen eine Gelatine von höherem Wassergehalt indifferent. Denn da lufttrockene Gelatine reizend wirkt, so

kann diese Eigenschaft erst bei einem gewissen Wassergehalt verloren gehen. In der That wurden Ranken, wenn auch etwas weniger leicht als durch einen Glasstab, noch gereizt durch eine Gelatinmasse, welche 25 Procent lufttrockener Gelatine enthielt, während 14procentige Gelatine nicht mehr reizend wirkt. Zu einem Wassergehalt von 86 Procent bringt es auch die lufttrockene Gelatine bei mehrstündigem Liegen in kaltem Wasser und die so gequollenen Streifen reizen die Ranken nicht.

Wirken nun auch erhebliche mechanische Erschütterungen nicht reizend, so können diese doch, sofern sie mechanisch Beugungen erzielen, den Ranken, vermöge der plastischen Eigenschaft dieser, erhebliche Krümmungen aufdrängen. Solche Versuche sind bequem mit Hülfe von zwei Gelatinstäbchen anzustellen, welche, ohne zu reizen, erlauben die Ranke beliebig zu biegen.

Auf besagte Weise lässt sich feststellen, dass die Ranken in hohem Grade plastische Eigenschaften haben und selbst bei sehr weitgehenden Beugungen, die doch erhebliche Zerrungen in dem Gewebe bewirken, nicht merklich gereizt werden. Wie in anderen plastischen Pflanzentheilen [1]) wird beim Loslassen der gebogenen Ranken immer nur ein Theil der Krümmung schnell ausgeglichen, dann aber dauert es längere Zeit, öfters 1 Stunde, ehe eine stark gekrümmte Ranke von Sicyos wieder gerade gestreckt ist. Jedenfalls wird die Ranke durch solche Beugungen nicht gereizt, denn geschähe dieses, so würde eine schnell verlaufende Reizkrümmung eintreten, die auch thatsächlich sofort erzielt wird, wenn man die Ranke mit einem Holzstäbchen berührt. Auch gleicht sich die aufgedrängte Krümmung der Ranke immer in analoger Weise aus, gleichviel ob die reizbare Flanke die Konvexität oder die Konkavität der Krümmung bildet, obgleich doch in letzterem Falle zur Ausgleichung eine der Reizbewegung entgegengesetzte Bewegung nöthig ist.

Die Ranken von Sicyos sind in so hohem Grade biegsam und plastisch, dass man sie abwechselnd nach 2 Seiten hin und her beugen und selbst um einen Gelatinstab von nur 5 mm Durchmesser wickeln kann, bei dessen Entfernung sie eine schraubige Einrollung zeigen. Auch bei so weitgehenden Krümmungen unterblieb eine merkliche Reizung, obgleich die Empfindlichkeit nicht verloren war, denn selbst eine Ranke, die sechs mal hintereinander so stark hin und her gebogen wurde, war durch ein Holzstäbchen sogleich zu reizen. Dem Anscheine nach wird durch diese mechanische Bewegung die Empfindlichkeit ein klein wenig herabgedrückt, doch muss ich dieses dahingestellt sein lassen, ob dem wirklich so ist, da ich diese Frage nicht weiter verfolgte. Ebenso habe ich nicht untersucht, in welchem Grade das Wachsthum der Ranke durch das gewaltsame Biegen beschleunigt wird.

Nach solchen Erfahrungen musste es unwahrscheinlich dünken, dass

1) Vgl. Pfeffer, Physiol. II, p. 19.

kräftige mechanische Erschütterungen, wie angenommen zu werden scheint, reizend wirken können, und in der That vermochte ich eine sichere Reizung nicht zu konstatiren, wenn eine Ranke für sich oder mitsammt ihrem Tragsprosse kräftigst hin- und hergeschleudert, jedoch jede Berührung mit einem Pflanzentheil vermieden wurde. Unter solchen Umständen entstehen allerdings vermöge der plastischen Eigenschaft der Ranke Krümmungen, die aus nahe liegenden mechanischen Ursachen insbesondere in mittleren und der Basis näheren Zonen der Ranke sich einstellen [1]). In diesen Krümmungen ist zumeist die reizbare Seite konkav, doch kommt gelegentlich auch das Umgekehrte vor, insbesondere wenn die erzwungenen Beugungen dominirend nach der unempfindlichen Flanke der Ranke hin gerichtet waren. Ich lasse dahin gestellt, ob die bevorzugte Krümmung nach der reizbaren Flanke darauf beruht, dass in dieser der Turgor leichter sinkt, oder ob die unempfindliche Flanke sich leichter durch Zerrungen verlängert. Jedenfalls aber kommt auf diese Weise keine auffallende Reizung zu wege wie durch Kontakt mit einem festen Körper, denn die gekrümmte Ranke verhält sich ebenso wie bei den mittelst Gelatinstäbchen erzielten Krümmungen und ist jeden Augenblick durch Berührung mit einem Holzstäbchen zu einer schnellen Reizbewegung zu veranlassen.

Offenbar ist der Erfolg der Erschütterung von Ranken kein anderer, als in wachsthumsfähigen Geweben anderer Pflanzen, welchen durch mechanische Beugungen mehr oder weniger weitgehende Krümmungen aufgedrängt werden, die sich in den in Ruhe gelassenen Pflanzen allmählich wieder ausgleichen [2]).

Übrigens ist es, mit Rücksicht auf die biologische Bedeutung der Ranken, vortheilhaft, dass mechanische Erschütterungen keine Reizung bewirken, denn sonst würden die durch Wind oder auf andere Weise bewegten Ranken häufig durch Reizung eingerollt werden und in diesem Zustand kaum befähigt sein, eine Stütze zu ergreifen. Die plastischen Beugungen dagegen gehen nicht leicht bis zu einer spiraligen Einrollung, und um jene einigermaßen ansehnlich zu machen, bedarf es schon sehr lebhafter Erschütterungen, wie sie zumeist nur ein Sturm an den im Freien wachsenden Rankenpflanzen hervorrufen wird.

Aus den negativen Resultaten bei Hin- und Herschleudern einer Ranke in der Luft ist zu entnehmen, dass Luftreibung nicht als Reiz wirkt [3]). Ich fand diese Voraussetzung auch bestätigt, als ich einen kräftigen, aus einer engen Röhre hervortretenden Luftstrom gegen die reizbare Flanke der Ranke richtete.

Die Ranken verhalten sich also wesentlich anders als die Blätter von

1) Vgl. dazu de Vries, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg. 1873. Bd. I. p. 304.

2) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiol. II, p. 23.

3) Nach de Vries (Sur l'injection des vrilles. Archiv. Néerlandaises 1880, Bd. 15, p. 4 d. Separatabz.) werden die Ranken von Sicyos auch nicht gereizt, wenn sie mit Wasser unter der Luftpumpe injicirt werden.

Mimosa pudica oder die Staubfäden der Cynareen, welche durch beliebig erzeugte mechanische Erschütterungen leicht gereizt werden können.

Auch durch einen Wasserstrahl werden die Blätter von Mimosa pudica gereizt, nicht aber die Ranken, für welche diese Unempfindlichkeit eine biologische Bedeutung hat, da Regentropfen weder durch ihren Anprall, noch durch die erzeugte Bewegung der Ranke eine Reizung verursachen. Diese Unempfindlichkeit der Ranke hat schon Darwin [1]) gefunden, und dass selbst stärkerer Anprall des Wassers unwirksam ist, zeigen schon die Versuche mit Gelatine, in denen sowohl das die Oberfläche der Gelatine bedeckende, als das in dieser eingeschlossene Wasser stoßend und reibend gegen die reizbare Flanke der Ranke wirkte. Zu gleichen negativen Resultaten führten Experimente, in denen ein kräftiger Wasserstrahl gegen die Ranken von Sicyos gelenkt wurde.

In diesen Versuchen wurde ein Wasserstrahl benutzt, der in einer Dicke von $^3/_4$—1 mm aus der Spitze eines Glasrohres unter dem Druck einer Wassersäule von 50—120 cm hervorgetrieben wurde. Dieser Wasserstrahl wurde dann auf kurze Entfernung hin derart gegen die Ranke gelenkt, dass er die reizbare Flanke senkrecht oder in einem spitzen Winkel traf, oder auch nur streifte. Da bei so kräftigem Anprall die freie Ranke zur Seite getrieben worden wäre, wurde dieselbe so mit Gelatine befestigt, dass nur ein 10—20 mm langer Spitzentheil frei blieb. Immerhin wich dieser erheblich zurück, wenn der Wasserstrahl ihn traf, und oscillirte in manchen Versuchen in erheblichem Grade. In allen Fällen aber kam, auch nach längerer Zeit, eine Reizung nicht zu Wege, auch dann nicht, als in Folge zeitweisen Zusammenquetschens des zuleitenden Kautschukschlauches in schneller Aufeinanderfolge intermittirende Stöße die Ranke trafen.

Dieses negative Resultat gilt aber nur für den Fall, dass das Wasser keine festen Partikel enthält. Sind solche vorhanden, so erfolgt Reizung, wie noch zu besprechende Versuche lehren, in denen feiner Sand oder plastischer Thon in dem Wasser suspendirt war.

Wie gegen Wasser sind die Ranken auch gegen 15procentiges Zuckerwasser und 15procentige Lösung von arabischem Gummi, überhaupt wohl gegen alle Flüssigkeiten unempfindlich, da auch durch Quecksilber, flüssiges Mandelöl und flüssige Cacaobutter eine Reizung nicht erzielt wird.

Die Experimente mit Quecksilber wurden wie die mit Wasser ausgeführt, nur wurde ein feinerer Strahl benutzt, welcher unter einem Druck einer Quecksilbersäule von 20—40 cm hervorgetrieben, und gegen die mittelst Gelatine festgehaltene Ranke gelenkt wurde. Der unter einem Druck von 40 cm ausfließende Strahl vermochte bei senkrechtem Anprall die Gewebe an der Kontaktstelle durch Quetschung zu schädigen und zu tödten. War solche mechanische Beschädigung vermieden, so litten die Ranken durch

1) Bewegung und Lebensweise der kletternden Pflanzen 1876, p. 119.

die Berührung mit dem übrigens reinen Quecksilber nicht, erfuhren aber keine Reizung, gleichviel ob das Quecksilber unter rechtem oder spitzem Winkel, oder nur streifend die Ranke traf. Schon durch die Oscillation der Ranke war für Variation des eine Stelle treffenden Druckes oder Stoßes genugsam gesorgt, doch wurde auch noch ein Quecksilberstrahl so hin- und herbewegt, dass er eine 2—3 mm lange Zone der Ranke rieb, ohne indess eine Reizung zu erzielen. Diese unterblieb selbst bei einer Versuchsdauer von 10 Minuten, trat aber nach 10—30 Sekunden ein, wenn dieselbe Stelle dann mit einer Nadel berührt wurde.

Trifft der Quecksilberstrahl zu kräftig an die reizbare Seite der Ranke, so erfolgt freilich eine gewisse Einkrümmung, die aber nur eine Folge der Schädigung und des hiermit vernichteten Turgors der Gewebe an der Kontaktstelle ist. So erfahren wir denn aus diesen Versuchen, dass der Druck oder Stoß des Quecksilbers selbst dann nicht merklich reizt, wenn er bis nahe an die Schädigung oder selbst bis zur Schädigung der Gewebe getrieben wird.

Zu gleichem Resultat führten auch Versuche, in denen ein kurzes Reagensrohr von 6 — 7 mm Durchmesser derart mit Quecksilber gefüllt war, dass der Meniscus dieses über den Glasrand hervorragte. Mit diesem Quecksilbermeniscus wurde dann die abwärts gewandte reizbare Seite der Ranke während 5 bis 10 Minuten gerieben und hierdurch niemals eine Reizung erzielt, wenn eine Berührung der Ranke mit dem Glasrande sorgfältig vermieden war.

Zu den Versuchen mit flüssigem Fett diente Mandelöl, welches entweder, ebenso wie in den Experimenten mit Wasser, als feiner Strahl gegen die Ranke von Sicyos gelenkt oder mit dem diese in ähnlicher Weise wie mit dem Quecksilbermeniscus gerieben wurde, indem etwas Öl in eine kleine napfförmige Vertiefung eines 14procentigen Gelatinstäbchens so gebracht war, dass der gewölbte Öltropfen hervorsah. In keinem der Versuche wurde eine Reizung der Ranken bemerkt, die an der Kontaktstelle aber ihre Sensibilität bewahrten.

Aber nur gegen vollkommen flüssige Fette sind die Ranken unempfindlich, während sie durch Schweineschmalz, Cacaobutter und Wachs sofort gereizt werden. Dieses ist auch dann der Fall, wenn Schweineschmalz oder Cacaobutter durch Wärme sehr erweicht oder wenn Mandelöl und Schweineschmalz gemengt sind, woraus ersichtlich, dass selbst die in flüssigem Fette suspendirten biegsamen Kryställchen der Glyceride der Fettsäuren auf die Ranken wie ein fester Körper wirken, dass dagegen mit der vollen Verflüssigung des Fettes diese Reizwirkung aufhört, wie leicht mit der schon bei 29—30° C. schmelzenden Cacaobutter zu zeigen ist. Ebenso sind die Ranken gegen flüssiges Wasser unempfindlich, während Eisstückchen als Reiz wirken, und gewiss würde dieses auch für erstarrtes Quecksilber gelten.

Nach diesen Erfahrungen mit Wasser, Öl und Quecksilber, also mit Flüssigkeiten so verschiedener Qualität, ist es nicht zweifelhaft, dass Körper im flüssigen Aggregatzustand nicht reizend auf Ranken wirken, dabei aber das Empfindungsvermögen dieser nicht aufheben, so dass auch in der Flüssigkeit suspendirte feste Partikel eine Reizbewegung veranlassen. Diese Unempfindlichkeit gilt sowohl hinsichtlich adhärirender, als auch nicht adhärirender Flüssigkeiten, denn, wie an anderen Pflanzengeweben adhärirt Quecksilber auch meist nicht an Ranken, während diese von Wasser insbesondere dann benetzt werden, wenn man die Ranken mit nasser Gelatine reibt. Selbstverständlich ist hier nur der flüssige Aggregatzustand als solcher ins Auge gefasst und ist Abstand genommen von allen besonderen Einwirkungen, welche Flüssigkeiten vermöge ihrer chemischen Qualität auf Ranken ausüben. Demnach besitzen die Ranken nicht für alle Fälle ein Unterscheidungsvermögen des festen und flüssigen Aggregatzustandes, denn wässrige Gelatine reizt weder im flüssigen, noch im erstarrten Zustand, obgleich sie in letzterem viel konsistenter ist, als etwa weiches Schweineschmalz. Die nähere Präcisirung dieses besonderen Empfindungsvermögens der Ranken kann erst späterhin gegeben werden.

Abgesehen von feuchter Gelatine, waren alle untersuchten festen Körper, ebenso alle weichen oder flüssigen Substanzen mit suspendirten festen Theilchen im stande, in Ranken eine Reizung zu erzielen. Eine solche tritt allerdings nur dann ein, wenn auf die reizbaren Theile der Ranken mit Reibung oder Stößen gewisser Intensität gewirkt wird, denn selbst bei erheblichem statischen Drucke vermögen feste Körper nicht reizend zu wirken. Es gilt dieses ebensowohl für einen Stab aus Eisen, Glas oder Holz u.s.w., als auch für weichen plastischen Thon und für Wasser oder Öl, in dem Theilchen fester Substanzen sich befinden.

Die eben erwähnten Thatsachen ergeben sich aus zahlreichen Experimenten, deren Ausführung übrigens Vorsicht bedarf, da empfindliche Ranken schon durch sehr sanfte Reibung gereizt werden. Bei Versuchen mit festen Körpern wurde die Ranke in der früher beschriebenen Weise so mit 14procentiger Gelatine fixirt, dass nur ein 10—20 mm langer Spitzentheil frei blieb. An diesen wurde dann in einiger Entfernung von der fixirenden Gelatinmasse die Nadel, der Glasstab u. s. w. mit möglichster Vermeidung von Erschütterung angeschoben und angedrückt. Während dieser Operation und in der Folge waren die Objekte zitterfrei aufgestellt und Reibung in Folge der Eigenbewegung der Ranke war durch das Festhalten dieser bis auf den kurzen Spitzentheil thunlichst vermieden.

Unter solchen Vorsichtsmaßregeln wurde u. a. eine dünne oder auch eine dicke Nadel an die empfindlichen Ranken von Sicyos angulatus angelegt und diesen z. Th. allmählich so kräftig angedrückt, dass die Ranke um einige Millimeter zurückgebogen ward. Dennoch erfolgte dabei, auch wenn der gegen die Ranke ausgeübte Druck sehr ansehnlich war, keine Reizung,

welche aber sofort eintrat, wenn durch Erschütterung der Ranke oder durch Bewegung der Nadel Reibung oder Stoß auf die Ranke wirkte. Da schon bei sehr geringer Intensität der Stöße empfindliche Ranken reagiren, gelingen selbstverständlich nicht gerade alle Versuche, doch kam nur noch vereinzelt eine Reizung vor, als ich mir größere Übung in dem sorgfältigen Anlegen der Nadel erworben hatte.

Zu gleichen Resultaten führten Versuche, in denen sehr feine Glasfäden oder Glasröhren bis 10 mm Durchmesser, ferner verrostete Nadeln oder Smirgelpapier oder plastischer Thon den Ranken angelegt wurden. Der, beiläufig bemerkt, sehr fein geschlämmte plastische Thon wurde in sehr wasserreichem, also weichem Zustand benutzt und aus dieser Masse eine dicke Umhüllung eines Glasstabes gebildet. Diese Thonmasse wurde entweder nur sanft angelegt oder auch kräftiger gegen die Ranke gepresst, so dass diese bis zu einem gewissen Grade eingedrückt wurde. Zugleich war dafür gesorgt, dass entweder nur auf einem kleinen Punkte der Thon die Ranke berührte oder dass diese in anderen Experimenten auf eine längere Strecke, bis zu 4 mm, mit der Thonmasse in Kontakt stand. Ebenso wurde Berührung mit dem Smirgelpapier auf nur einem Punkte oder auf einer Strecke bis 3 mm hergestellt. Das angewandte Smirgelpapier war mittelrauh und wurde in Form von Streifen benutzt, die mit der glatten Papierseite auf einen Glasstab geklebt waren.

Also auch dann, wenn die Ranke auf eine ganz kurze oder auf eine längere Strecke (in den Versuchen bis auf eine Länge von 4 mm) an nahe benachbarten Punkten einem konstanten Druck durch feste Körper ausgesetzt wird, erfolgt keine Reizung, auch dann nicht, wenn dieser Druck ungleiche Intensität an verschiedenen Kontaktpunkten hat. Solche Bedingungen waren durch die rauhe Oberfläche der verrosteten Nadel oder des Smirgelpapiers hergestellt, deren nach Höhe und Breite differente Hervorragungen bewirkten, dass an diskreten Punkten ein ungleich großes Flächenstück der Ranke vom festen Körper berührt und mit verschiedener Intensität gedrückt wurde. Gleiches traf auch zu bei dem aus ungleich großen, eckigen oder abgerundeten Fragmenten bestehenden plastischen Thon, bei dem die zwischen den Kontaktpunkten liegenden Flächenstücke der Ranke mit dem den Thon durchtränkenden Wasser in Berührung kamen. Wir ersehen also aus diesen Versuchen, im Vergleich mit denen, in welchen Smirgelpapier und eine verrostete Nadel benutzt wurde, dass es zu gleichem Resultate führt, mögen die von festen Partikeln nicht berührten Flächenstücke mit Wasser oder mit Luft in Berührung stehen. Auch wenn Öl oder Quecksilber das Zwischenmedium ist, kommt dasselbe Resultat heraus, da die Ranken bei statischem Drucke nicht gereizt wurden durch mit Schweineschmalz gemischtes Mandelöl oder durch Quecksilber, dessen Oberfläche mit trockenem Thon bestreut war.

In allen diesen Fällen trat aber Reizung ein, sobald die Körper mit

nur leichter Reibung auf die Ranke wirkten, und dieses war auch der Fall, wenn die Kontaktstelle eine möglichst geringe Ausdehnung hatte. Um letzteres zu erreichen, wurde eine sehr dünne und glatte Stahlnadel derart an eine Mikrometerschraube befestigt, dass sie deren Fortsetzung bildete und genau centrirt stand. Nachdem dann die angelegte Nadel bei ruhigem Kontakt nicht gereizt hatte, wurde durch leichtes Hin- und Herbewegen der Mikrometerschraube für Reibung gesorgt, und sofort trat eine Reizbewegung der Ranke ein.

Abgesehen von Gelatine mit nasser Oberfläche, wurde eine Reizung durch alle festen Körper erzielt, mochten sie hart oder sehr weich, mit Wasser durchtränkt oder trocken sein. Auch in Form des feinsten Pulvers wirken solche Körper reizend, wenn die in Luft schwebenden oder in Wasser suspendirten Theilchen mit genügender Intensität an den reizbaren Theil der Ranke anprallen. Von festen Körpern gaben u. a. positiven Reizerfolg sehr dünne Glasfäden, deren Oberfläche sehr glatt war, Stäbchen aus Wachs, Fließpapier und Thierblase im trockenen und wasserdurchtränkten Zustande, koagulirtes Hühnereiweiß, sowie glatte Pflanzenstengel, Wurzeln von Lemna, Thallusstücke von Nostoc und Fäden von Spirogyra.

Mit gleicher Leichtigkeit reizen augenscheinlich die verschiedenen Körper nicht, doch habe ich in dieser Hinsicht keine Untersuchungen angestellt und kann nur nach dem allgemeinen Eindruck sagen, dass bei glatter Oberfläche es stärkerer Reibung bedarf, als bei rauher Oberfläche. Solches glaube ich u. a. bemerkt zu haben, als ich zwei Wachsstäbchen mit einander verglich, von denen das eine eine rauhere, das andere eine durch Anschmelzen möglichst geglättete Oberfläche besaß. Auch wurden die Ranken von Sicyos allem Anscheine nach verhältnismäßig weniger leicht gereizt bei Reibung mit einem Fadenbüschel von Spirogyra, deren bekanntlich schlüpfrige Oberfläche frei von anhängenden fremden Körpern war. Ein derartiges Verhalten wird übrigens in dem weiterhin zu diskutirenden Empfindungsvermögen der Ranken seine Begründung finden.

Es ist um so mehr geboten, hier auch der Wirkung zweier Ranken auf einander zu gedenken, als nach Darwin [1]) die Ranke von Echinocystis lobata und Passiflora gracilis durch eine Ranke derselben Pflanze nicht gereizt werden soll, während dieser Forscher bei Bryonia und Vitis auch Ranken fand, die Ranken derselben Pflanze gefasst hatten.

Richtig ist, dass man selten eine Ranke um eine andere derselben Pflanzenart geschlungen findet — ich sah solches bei Sicyos angulatus, Bryonia dioica und Vitis —, doch muss dieses in anderweitigen Verhältnissen begründet liegen, da bei gegenseitigem Kontakte eine Reizung erfolgt. Ich konstatirte dieses für Sicyos angulatus, Bryonia dioica und

1) Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen. 1876, p. 101, 119 und 132.

Passiflora gracilis und ein gleiches Verhalten wird wohl auch Echinocystis lobata bieten, die ich nicht untersuchen konnte.

Bringt man zwei Ranken von Sicyos in gegenseitigen Kontakt, so erfolgt bald eine Reizkrümmung und zwar an beiden Ranken, wenn die reizempfänglichen Seiten zusammentreffen, während natürlich nur eine Ranke gereizt wird, wenn diese die andere an ihrer unempfindlichen Flanke berührt. Die Krümmung schreitet zuweilen weit, zuweilen nur wenig fort, in fast allen Fällen aber pflegen sich die Ranken aus ihrer gegenseitigen geringeren oder weitergehenden Umschlingung zu befreien. Im wesentlichen wird dieses erreicht durch die gegenseitige Lagenänderung der Ranken und die Zerrungen, welche mit der Circumnutation der Ranken verknüpft sind. Besteht vermöge dieser ein Streben nach gegenseitiger Entfernung, so wird nicht selten die eine Ranke aus der anderen hervorgezogen, selbst wenn jene eine Schlinge um diese bildete, ähnlich wie dieses auch durch jeden mechanischen Zug zu erreichen ist, welchem die in ihrer wachsthumsfähigen Zone im hohen Grade plastischen, in gewissen Grenzen auch elastischen Ranken nachgeben. Aber auch während des Umschlungenbleibens kann sich die Reizkrümmung partiell ausgleichen, einmal weil durch eine gewisse Accommodation eine erzeugte Krümmung, trotz Andauer des Reizes, theilweise rückgängig zu werden vermag, insbesondere aber dadurch, dass in Folge der autonomen Bewegungen der Ranken Lagenänderungen eintreten, welche anstatt der empfindlichen die unempfindlichen Flanken in Kontakt bringen. Eine, wenn auch nur partielle, Ausgleichung der Reizkrümmung erleichtert aber wieder das Auseinanderziehen der Ranken, das meist ziemlich bald gelingt, bevor die Ranke ausgewachsen und die Krümmung fixirt ist.

Wesentlich wie die Ranken von Sicyos verhalten sich die von Passiflora gracilis, welche noch leichter sich frei machen, wenn es zu einer gegenseitigen Umschlingung gekommen ist. Eine Ranke von Passiflora gracilis wird übrigens durch eine andere Ranke dieser Pflanze relativ schwach gereizt, was indess ausschließlich auf der sehr glatten Oberfläche dieser Ranke beruhen muss, da bei genügend starker reibender Berührung immer eine weitgehende Reizkrümmung zu erzielen ist.

Nach Feststellung gegenseitiger Reizbarkeit der Ranken einer Pflanze habe ich nicht im einzelnen die Umstände verfolgt, welche verursachen, dass Ranken so selten sich gegenseitig fassen, doch dürften, abgesehen von den Verhältnissen, welche ein Zusammentreffen der Ranken erschweren, in Obigem die hauptsächlichsten Momente angedeutet sein.

Die Reizwirkung fester Körper wird nicht durch Wasser oder andere Flüssigkeiten aufgehoben, die jene überziehen oder durchtränken, doch muss natürlich die Substanz des festen Körpers in direkten Kontakt mit der Ranke kommen. Unter diesen Umständen wird eine Ranke ebensowohl gereizt durch einen Glasstab, der mit einer Öl- oder Wasserschicht über-

zogen ist, als durch nasses Fließpapier oder nasse Algenfäden, und auch eine unter Wasser getauchte Ranke antwortet auf die Berührung mit einem festen Körper durch eine Reizbewegung. In allen Fällen benimmt aber schon ein dünner Überzug von 14procentiger Gelatine mit dem unmittelbaren Kontakt einem Glasstab die Fähigkeit, eine Ranke zu reizen.

An dieser Stelle muss ich noch auf die schon beiläufig erwähnten Versuche zurückkommen, in welchen Reizung durch in Wasser vertheilte Theilchen eines festen Körpers erzielt wurde. Ich benutzte zu diesen Versuchen namentlich feingeschlämmten plastischen Thon, der in ziemlicher Menge im Wasser vertheilt wurde. In der trüben Flüssigkeit zeigte das Mikroskop neben feinschlammigen Theilchen abgerundete und eckige Felspartikel, deren größte einen ungefähren Durchmesser von 0,04 mm erreichten.

Wurde ein Strahl dieser Thonflüssigkeit, in derselben Weise wie reines Wasser (vgl. p. 491), gegen die empfindliche Flanke einer Ranke gelenkt, so wurde diese schnell gereizt. Auch reagirte die Ranke, jedoch im allgemeinen weniger schnell, wenn sie mit ihrem oberen Theil in die in einer größeren Schale befindliche Thonflüssigkeit getaucht und in dieser hin- und herbewegt wurde. Ohne solche Bewegung trat indess keine Reizung ein, offenbar weil die auch jetzt noch zahlreich mit der Ranke in Berührung kommenden Körpertheilchen mit einer für Erreichung der Reizschwelle ungenügenden Intensität anprallten. Denn eine gewisse, wenn bei empfindlichen Ranken auch geringe Kraft müssen Stoß oder Reibung erreichen, um eine Auslösung zu erzielen, welche demgemäß erst eintritt, wenn kleinere Körpertheile mit genügender Geschwindigkeit auf die Ranke treffen.

Die Reizwirkung wird indess nicht schlechthin durch die lebendige Kraft bemessen, das geht, abgesehen von anderen physiologischen Gründen, aus dem Indifferentismus der Ranken gegen Gelatine mit feuchter Oberfläche und gegen Flüssigkeiten hervor. Mit diesen Körpern konnte ein Reiz ja nicht erzielt werden, mochte Stoß und Reibung noch so stark, ja selbst so weit gesteigert werden, dass eine mechanische Schädigung der Gewebe eintrat, wie es bei einem Theil der mit Quecksilber angestellten Versuche der Fall war. In diesen Experimenten war, das sei noch ausdrücklich bemerkt, nicht etwa Mangel von Stoß und Reibung die Ursache des negativen Erfolges. Denn mit Gelatine wurden die Ranken so kräftig als möglich gestoßen und gerieben und beim Auftreffen eines Flüssigkeitsstrahles sorgten schon die Oscillationen der Ranke für stoßende und reibende Wirkung, die in anderen Fällen dadurch erreicht wurde, dass ein in kurzen Zwischenpausen unterbrochener Strahl die Ranken traf.

Wie Flüssigkeiten verhalten sich auch die Lösungen fester Körper, deren Moleküle, wenn sie so weitgehend wie in einer Lösung vertheilt sind, bei stärkstem Anprall die Ranken nicht mehr zu reizen vermögen. Dieses im

Vereine mit der Thatsache, dass mit sinkender Größe fester Theilchen zur Erzielung eines Erfolges der Anprall gesteigert werden muss, gestattet die Folgerung, dass in Wasser suspendirte Körpertheilchen bei genügender Kleinheit keine Reizwirkung ausüben können, nämlich dann nicht, wenn die Reizung noch nicht durch einen Wasserstrahl erzielt wird, der bei weiterer Steigerung seiner Intensität mechanisch schädigend auf die Ranke wirkt.

In gelöster Form, das sei hier noch bemerkt, wurden Rohrzucker und arabisches Gummi in 15procentiger Lösung geprüft. Diese wurde in der früher (p. 491) beschriebenen Weise in einem feinen Strahl gegen die reizbare Flanke der Ranke geleitet, die auch dann ungereizt blieb, als dieser Strahl, unter dem Drucke einer Flüssigkeitssäule (d. h. der Lösung) von 1,5 Meter hervorgetrieben wurde.

Bedeutungsvoll für die Beurtheilung des Empfindungsvermögens der Ranken ist die schon früher (p. 486) beiläufig erwähnte verschiedene Wirkung von Gelatine, je nachdem die Oberfläche dieser angefeuchtet oder trocken ist. Während bei feuchter Oberfläche durch Reibung und Stoß keine Reizung erzielt werden kann, erfolgt eine solche leicht, sobald die Oberfläche des Gelatinstabes abgetrocknet ist, sowohl beim Reiben als beim wiederholten Berühren der Ranke. Dieses Resultat ergaben übereinstimmend Stäbe aus 5, 8 und 14procentiger Gelatine, die sämmtlich mit dem Befeuchten wieder die Fähigkeit verloren, die Ranke zu reizen.

Aber nicht nur das Empfindungsvermögen der Ranke, auch das unserer Hand unterscheidet sehr wohl Gelatine mit feuchter und abgetrockneter Oberfläche. Denn während nicht adhärirende feuchte Gelatine sich schlüpfrig anfühlt und leicht an der Hand gleitet, erzielt abgetrocknete Gelatine natürlich ein anderes Gefühl, da mit der Adhäsion es eines gewissen Kraftaufwandes bedarf, um einen angedrückten Gelatinstab abzureißen, oder rollend oder gleitend fortzubewegen. Damit wird ein Gefühl erzeugt, das bis zu gewissem Grade an einen Körper mit rauher Oberfläche erinnert, indem beim Abreißen der adhärirenden Gelatine die Haut gezerrt wird und zwar in ungleichem Grade an nahe benachbarten Punkten, weil die Gelatine nicht überall, vielmehr nur an diskreten Punkten adhärirt. Es drückt sich solches auch unmittelbar in der unebenen Oberfläche eines von der Hand abgehobenen abgetrockneten Gelatinstabes aus, auf welchem die stärksten Protuberanzen wohl im Allgemeinen die Orte stärkster Adhäsion bezeichnen.

Gegenüber Ranken besteht aber derselbe Unterschied, dass die Gelatine nur bei trockener, nicht aber bei feuchter Oberfläche adhärirt. Ein feuchter Gelatinstab lässt sich deshalb ohne besondere Erschütterung der Ranke von dieser abheben oder an ihr gleitend hinführen, während ein abgetrockneter Gelatinstab in Folge der Adhäsion Zerrungen der Ranke veranlasst, wenn man ihn abreißt oder gleitend, resp. rollend an der Ranke

fortbewegt. Die Reizung durch Gelatine mit abgetrockneter Oberfläche lehrt aber, dass auch durch den plötzlichen Zug an diskreten adhärirenden Punkten eine Reizung der sensitiven Theile der Ranken erzielt wird. Die Zerrung diskreter Punkte nach außen erregt also das Empfindungsvermögen der Ranke ebenso, wie ein Stoß, der die getroffenen diskreten Punkte nach dem Innern der Ranke hinzutreiben strebt.

2. Charakteristik des Empfindungsvermögens.

Auf Grund sämmtlicher Erfahrungen lässt sich das Empfindungsvermögen der Ranken, in Bezug auf den äußern Anstoß, folgendermaßen charakterisiren. Zur Erzielung einer Reizung müssen in der sensiblen Zone der Ranke diskrete Punkte beschränkter Ausdehnung gleichzeitig oder in genügend schneller Aufeinanderfolge von Stoß oder Zug hinreichender Intensität betroffen werden. Dagegen reagirt die Ranke nicht, sobald der Stoß alle Punkte eines größeren Flächenstückes mit ungefähr gleicher Intensität trifft, so dass also die Kompression benachbarter Punkte erhebliche Differenzen nicht erreicht. Im Zusammenhang mit diesem besonderen Empfindungsvermögen werden die Ranken auch nicht gereizt durch mechanische Erschütterung, welche, unter Krümmung der Ranke, schnell variirende Beugungen und Zerrungen an der Oberfläche und im Innern der Ranke erzielen. Vermöge dieser besonderen Eigenschaften wirken auf die Ranken der Anprall des Regens und die Zerrung durch Wind nicht als Reiz, der aber durch jede feste Stütze ausgelöst und unterhalten wird, insofern die Bewegungen der Ranke und der Pflanze, eventuell auch der Stütze, für Fortdauer von Stoß und Reibung sorgen.

Unter allen Umständen ist eine lokale, genügend schnell verlaufende Kompressionswirkung eine Bedingung der Reizung, die nicht durch einen statischen Druck ausgelöst wird, auch wenn ein solcher mit hoher Intensität auf räumlich getrennten Punkten lastet (vgl. p. 493). In Erwägung dieses kann eine Ranke bei genügend langsamer Steigerung des Druckes nicht reagiren und dieser Forderung entsprachen auch die Experimente, in denen vorsichtig gesteigerte Anpressung einer Nadel oder eines Glasstabes die Ranke nicht reizte. Dagegen reizt natürlich eine plötzliche Drucksteigerung auch dann, wenn sie ohne Aufhebung des Kontaktes mit dem festen Körper erzielt wird. Wie auf Ranken wirkt ein statischer Druck auch auf Mimosa pudica und andere gegen Stoßreize empfindliche Pflanzen nicht als Reiz, der aber in diesen Pflanzen durch beliebige Erschütterungen, also auch durch den Anprall von Flüssigkeiten ausgelöst wird.

Durch Stoß oder Reibung eines genügend festen Körpers, ebenso durch den Anprall der in Wasser oder Luft suspendirten Partikel eines festen Körpers kann die oben bezeichnete äußere Reizbedingung der Ranken stets

hergestellt werden. Auch an der glattesten Oberfläche eines Glasstäbchens oder einer Nadel lässt das Mikroskop stets noch Unebenheiten erkennen und abgesehen davon, dass die cylindrische Gestalt der Stäbe und der Ranke nur die Berührung mit einem begrenzten Flächenelemente zur Folge hat, wird auch an diesem der Druck ungleichmäßig ausfallen müssen, sobald nur durch eine geringe Hervorwölbung der Epidermiszellen eine kleine Unebenheit der Oberfläche der Ranke hergestellt ist. Zudem werden verschiedene Punkte bei wiederholtem Kontakt oder bei Reibung afficirt. Übrigens bedarf es nicht der Hervorhebung der Reibung als einer besonderen Reizursache, da jene durch Stöße und Zerrungen an Oberflächenpunkten der Ranke wirksam ist.

Gegen Gelatine sind die Ranken deshalb unempfindlich, weil dieser schmiegsame und zudem in seiner Masse keine resistenten Partikel enthaltende Körper sich allen Unebenheiten beim Drucke, ebenso bei Stoß und Reibung, anlegt. Damit ist ein plötzlicher Wechsel der Druckhöhe von Punkt zu Punkt vermieden, wenn auch der Druck nicht ganz gleichmäßig auf der Kontaktfläche lastet, vielmehr Differenzen in allmählichem Übergang bietet. Denn bei Anpressung eines Gelatinecylinders muss gegen den Rand hin unvermeidlich der Druck abnehmen und bei Unebenheiten der Ranke oder Gelatine findet eine etwas erhöhte Druckwirkung an den zunächst beim Anlegen in Berührung tretenden Punkten statt. Dennoch reizt 14 procentige Gelatine nicht, wenn auch ihre Oberfläche durch Protuberanzen uneben ist, schmiegt sich aber auch, wie unser Gefühl beim Anpressen an die Hand lehrt, vollkommen den Unebenheiten der Haut an.

Somit vermag ein nur allmählicher Unterschied in dem durch Stoß erzielten Niveau des Druckes nicht eine Reizung hervorzurufen. Finden aber im Druckniveau plötzlichere Sprünge statt, so reizt auch Gelatine. Das ist der Fall, wenn mit steigender Konsistenz dieser die Fähigkeit des Anschmiegens herabgedrückt wird, wie die Reizwirkung 25 procentiger Gelatine lehrt, und ebenso wenn nach Abtrocknung der Oberfläche die Gelatine adhärirt und in Folge dessen beim Abheben Zerrungen an diskreten Punkten bewirkt werden.

Nach obigem versteht man auch, warum es bei Körpern mit sehr glatter Oberfläche und bei diesen insbesondere dann, wenn sie einen gewissen Grad von Geschmeidigkeit besitzen, im Allgemeinen einer etwas stärkeren Reibung oder eines etwas kräftigeren Stoßes bedarf, als mit Körpern rauher Oberfläche. Dieses ist besonders bei 25 procentiger Gelatine zu bemerken und auch bei Verwendung von Spirogyrafäden mit sehr reiner Oberfläche, die übrigens schon leichter reizen, als 25 procentige Gelatine.

Wäre es möglich, eine so vollständige Anschmiegung eines festen Körpers zu erzielen, dass beim Stoß oder bei plötzlich gesteigertem Druck eine genügend gleichmäßige Kompression der Kontaktfläche hergestellt würde, so dürfte auch ein fester Körper nicht reizend auf Ranken wirken. An der

Richtigkeit dieser Schlussfolgerung ist nach obigem nicht zu zweifeln, doch stößt die Ausführung eines solchen Experimentes auf bedenkliche Schwierigkeiten, die mich veranlassten, eine weitere Verfolgung dieser Versuche aufzugeben. Durch geringe Hervorragungen, durch kleine Verschiebungen an der Kontaktfläche, kurz durch alle die Umstände, welche eine genügend lokalisirte Kompressionswirkung bedingen, muss die in so hohem Grade empfindliche Ranke gereizt werden. Dieses erwogen, kann es auch nicht Wunder nehmen, dass eine Reizung entstand beim Erstarren eines in flüssiger Form an die Ranke gebrachten Tropfens Cacaobutter, denn die mit dem Erstarren verknüpften Dimensionsänderungen, das Auskrystallisiren der Glyceride u. s. w., dürften genügende Reizwirkungen abgeben.

Aus gleichen Gründen wie gegen genügend schmiegsame Gelatine sind die Ranken auch unempfindlich gegen Flüssigkeiten, die, mögen sie adhäriren oder nicht, beim Stoß an der Kontaktfläche Kompressionszustände erzielen, welche im Princip mit den durch Gelatine bewirkten übereinstimmen.

Sind auch die Ranken gegen den Kontakt jeder vollständigen Flüssigkeit unempfindlich, so lässt doch ihr Empfindungsvermögen nicht zu, dass sie durchgreifend den festen und flüssigen Aggregatzustand zu unterscheiden vermögen. Es genügt hier daran zu erinnern, dass die Ranken durch Gelatinmasse, doch nur so lange diese nicht adhärirt, keine Reizung erfahren, welche aber durch Schweineschmalz, trotz der bei Wärme weicheren Konsistenz dieses, hervorgerufen wird.

Alle Stöße wirken zunächst gegen die Epidermis und werden durch diese dem Protoplasma übermittelt, in welchem, als lebendigem Organismus, die Sensibilität jedenfalls zu suchen ist. Eine solche Übermittlung ist unerlässlich, da irgend welche bis an die freie Außenfläche der Epidermis reichende Forsätze des Protoplasmas nicht zu entdecken sind [1]). Übrigens gelangen auch wir nur zu einer Empfindung, indem ein Stoß durch die überdeckende Hautschicht hindurch die Tastkörperchen reizt.

Die äußeren Bedingungen für eine Reizung müssen nothwendig in den besonderen Druck- und Bewegungszuständen gegeben sein, welche ein gegen diskrete Punkte wirkender Stoß gegenüber einem Stoße bietet, der gleichmäßig ein größeres Flächenelement trifft. In letzterem Falle wird, selbst bei erheblichem Druck, die relative Lage benachbarter Flächenelemente der Oberfläche keine oder nur sehr unbedeutende Veränderungen erfahren, während eine solche relative Lagenänderung verhältnismäßig leicht bei einem Druck gegen einzelne Punkte zu Stande kommt. Denn diese können jetzt relativ leicht nach innen getrieben werden, weil die vom Stoß nicht oder nur wenig betroffenen Theile nach außen, sei es in einer zur Oberfläche senkrechten, schiefen oder tangentialen Richtung auszuweichen vermögen. Dem entspre-

1) Einige anatomische Verhältnisse werden später mitgetheilt.

chend erfährt der der Wandung angepresste Protoplasmakörper besondere Erschütterungen und Zerrungen, welche die Ursache der Reizung in diesem lebendigen Organismus sein müssen. Diese Bedingungen für Reizung sind also nicht schlechthin von der Intensität des Stoßes auf die Flächeneinheit, sondern von der diskreten Kompressionswirkung an Punkte abhängig und deshalb eben vermögen Gelatine und Quecksilber, selbst bei stärkstem Anprall, nicht zu reizen [1]). Übrigens werden wir nachher darauf hinzuweisen haben, dass in Deformationen der Haut die Ursache einer Reizung der Tastkörperchen und damit eine Druckempfindung in uns liegt.

Beim Versuch, die Reizbedingungen noch weiter zu zergliedern, drängt sich die Erwägung auf, ob eine beliebige, nur schnell genug verlaufende und genügend ausgiebige Deformation des Protoplasmas zur Reizung führt, oder ob die Auslösung dieser von der besonderen Angriffsweise abhängt, etwa von den Erschütterungen, welche die von dem Kontaktpunkte ausgehende, das Protoplasma in bestimmter Richtung durchsetzende Stoßwelle erzeugt. Eine bestimmte Antwort lässt sich auf diese und ähnliche Fragen zur Zeit nicht geben. Wenn man übrigens bedenkt, dass plötzliche und weitgehende Beugungen der Ranke keinen Reiz erzielen, so muss man daran zweifeln, dass jede beliebige Deformation des Protoplasmas reizend wirkt. Auf der andern Seite wirken aber auch die kräftigsten durch Gelatine oder Quecksilber ausgeübten Stöße nicht, welche über eine größere Fläche hin senkrecht nach innen verlaufende Kompressionswellen erzeugen.

Thatsache ist aber, dass eine Reizung nur erfolgt, wenn im Stoße an sehr nahe benachbarten Punkten große Kompressionsunterschiede hergestellt wurden. Es ist auch verständlich, wie gerade unter diesen Umständen am leichtesten eine Deformation, resp. eine Erschütterung in der einzelnen Zelle erzielt wird, und dieses um so mehr, ein je kleineres Flächenelement vom Stoße getroffen wird. Der Stoß einer Nadelspitze oder eines mit vielen Spitzen besetzten Körpers ruft auch in uns intensivere Tastempfindungen hervor, die sich der Qualität nach von dem Stoß mit einem glatten Körper unterscheiden. Übrigens wird, wie in unserer Haut, ein Reiz auch durch den Stoß mit einem ganz glatten Körper erzielt werden, wenn dieser z. B. die etwas hervorgewölbte Mitte der Epidermiszellen trifft und das berührte Flächenelement nach innen treibt.

Ergiebt es sich auch schon aus dem Gesagten, so mag doch noch besonders hier hervorgehoben werden, dass nicht als Reiz ein Kompressionsunterschied wirkt, welcher durch Stoß an zwei nicht sehr benachbarten Flächenelementen hergestellt wird. Es folgt dieses aus dem Indifferentis-

1) Damit ist auch gesagt, dass die Kompression gegen die Peripherie des berührenden Körpers hin allmählich abnehmen muss, denn eine sprungweise Änderung an der Peripherie würde ja die Reizbedingungen herstellen.

mus der Ranken gegen den Stoß von Quecksilber und Gelatine, die auf der berührten Fläche einen zwar nicht gleichen, jedoch nur allmählich abgestuften Druck erzielen. Und wie hiernach vorauszusehen, wurde eine Ranke auch dann nicht gereizt, als sie an zwei möglichst benachbarten Stellen gleichzeitig mit Hülfe zweier Gelatinstäbchen kräftigst geschlagen wurde. Bedingungen, welche bei Berührung der Hand zu einer räumlichen Unterscheidung der Tasteindrücke führen, sind also nicht für die Reizung der Ranken maßgebend.

Nach obigen Erwägungen muss eine Reizung erzielt werden, wenn der Stoß eine größere Zahl diskreter Punkte oder nur einen einzelnen Punkt trifft. Letzteres ist freilich im Experiment kaum zu erreichen, denn selbst bei Anwendung einer möglichst dünnen und glatten Nadel bringen schon die Unebenheiten und die Bewegungen der aufeinander wirkenden Körper es wohl immer mit sich, dass verschiedene benachbarte Punkte gleichzeitig oder in schneller Aufeinanderfolge berührt werden. Jedenfalls aber führt eine möglichste Lokalisirung des Stoßes zu einer Reizung und diese wird bei besonders empfindlichen Ranken von Sicyos angulatus schon durch einen einzigen kräftigen Kontakt erreicht.

Ob an der empfindlichen Flanke der Ranke ein Stoß gegen jeden beliebigen Punkt eine Reizung auslösen kann, lässt sich aus den gewonnenen Erfahrungen nicht beurtheilen. Doch dürfte eine Stoß wenigstens nicht gleich starke Reaktion hervorrufen, je nachdem er die Oberhaut in der Mitte einer Zelle oder zwischen zwei Zellen trifft, da in letzterem Falle voraussichtlich bei gleicher Intensität des Stoßes eine ungleiche Deformation der Oberhaut erzielt wird.

Beiläufig sei noch erwähnt, dass die besondere Empfindlichkeit der Ranken gegen feste Körper nicht etwa darauf beruhen kann, dass nur die letzteren, vermöge ihrer Kanten und Ecken, mit gewissen vertieft liegenden, allein reizbaren Punkten in Kontakt kommen. Denn solche Punkte würden zweifellos auch beim Stoß mit Quecksilber oder mit der schmiegsamen Gelatine erreicht, und dass letztere in der That die reizbaren Flächenstücke berührt, beweist der Reizerfolg, welcher eintritt, sobald die Gelatine in Folge von Adhäsion Zerrungen an diskreten Punkten erzeugt. Aus diesem Erfolge ist zugleich ersichtlich, dass scharfe Kanten und Ecken keine unerlässliche Bedingung für Reizung der Ranken sind.

Vergleichen wir nun in Kürze, in wie weit ein Zusammenhang besteht in den Bedingungen, durch welche eine Reizung der Pflanzen und unserer Haut erzielt wird [1]). Zum Zustandekommen einer Druckempfindung muss auf diskrete Flächenstücke der Haut ein ungleich hoher Druck (resp. Stoß) wirken, so dass eine Deformation der gedrückten Fläche, ein seitliches Ausweichen der komprimirten Partien möglich ist. In Ermange-

1) Vgl. Hermann, Handbuch d. Physiologie 1880, Bd. III, Abth. 2, p. 316 ff.

lung dieser Bedingung entsteht keine Tastempfindung in den unter Quecksilber oder Wasser getauchten Hautstellen, auch wenn auf diese ein ziemlich hoher und wechselnder Druck wirkt. Dasselbe Resultat erhielt Meissner [1]), als er den Finger mit Paraffin umgoss, das sich allen Hautstellen anschmiegte. Wurde dieses beim Anlegen der abgehobenen Form wieder erreicht, so fehlte die Tastempfindung, welche sich aber beim geringsten Verschieben der Form einstellte.

Eine Druckempfindung entsteht aber an der Grenzlinie des in Quecksilber eingetauchten und freien Hautstückes, demgemäß auch an der Peripherie des Berührungskreises eines Quecksilbertropfens, dessen Aufschlagen auf die Hand man deshalb deutlich empfindet.

Reizt nun auch der Stoß von Wasser, Quecksilber oder Gelatine die Ranken nicht, so wird solcher Unterschied doch mit der Thatsache verständlich, dass zur Reizung der Ranken an sehr benachbarten Punkten ein Kompressionsunterschied erreicht werden muss, welcher in zureichender Weise an der Berührungslinie von Quecksilber oder Gelatine nicht hergestellt wird. Die Haut wäre hiernach im Stande, noch durch eine allmählich abgestufte Druckdifferenz gereizt zu werden, welche auf die Ranken nicht mehr wirkt. Letztere reagiren aber offenbar noch auf Kompressionsunterschiede an sehr benachbarten Punkten, welche zur Reizung der Haut nicht mehr ausreichend sind. Mimosa pudica und die mit ihr übereinstimmenden Pflanzen reagiren dagegen auf alle Stöße, welche eine Druckempfindung in der Haut erwecken. Es rufen aber auch beliebige Erschütterungen und Beugungen eine Reizung in Mimosa hervor, während eine mäßige Beugung in der Haut eine Tastempfindung nicht erzielt.

Bei der derzeitigen Sachlage hätte es keine Bedeutung, eingehender die Übereinstimmung und die Unterschiede in der Reaktionsfähigkeit der Tastkörperchen und der durch Kontaktwirkung reizbaren Pflanzen zu behandeln. Bemerkt sei nur noch, dass, wie bei Pflanzen, auch in der Haut eine statische Druckwirkung keine Reizung erzielt, zu deren Auslösung es in beiden Fällen einer mit gewisser Geschwindigkeit verlaufenden Änderung des Gleichgewichtszustandes bedarf [2]).

3. Reizung durch Induktionsströme.

In Kürze sei hier bemerkt, dass schwache Induktionsströme die Ranke reizen. Ich führte diese Versuche mit den Ranken von Sicyos angulatus aus, die etwa 10 bis 20 mm von der Spitze entfernt mittelst 10pro-

1) Zeitschrift für rationelle Medicin von Henle und Pfeufer 1859, III. Reihe, Bd. 7, p. 112. — Vgl. auch Hermann, l. c. p. 328.

2) Vgl. Hermann, l. c., p. 331, und Meissner, l. c. p. 102.

centiger Gelatine an einer Nadel fixirt wurden, welche mit dem einen Pol eines DU BOIS'schen Schlittenapparates in Verbindung stand. Der andere Pol dieses tauchte in Quecksilber, dessen mit etwas Wasser bedeckte Oberfläche die Spitze der Ranke berührte. Beim Durchleiten von nur schwachen Induktionsströmen begann bald eine Reizbewegung der Ranken, welche unter diesen Versuchsbedingungen gewöhnlich an der Gelatine begann und sich nach der Spitze fortpflanzte. Durch stärkere Induktionsschläge wird die Ranke geschädigt und getödtet.

Da ich mich auf die Konstatirung dieser Reizbarkeit beschränkte, unterlasse ich ein weiteres Eingehen auf diese Reizwirkung und bemerke nur, dass nach MOHL [1]) konstante elektrische Ströme nicht reizend auf Ranken wirken.

4. Verschiedenes über den Reizvorgang.

Es ist nun am Platze, im Lichte der gewonnenen Erfahrungen einige die Reizbarkeit der Ranken betreffende Verhältnisse näher zu beleuchten.

Wie in allen Fällen, wird erst bei gewisser Intensität des äußeren Anstoßes die Reizschwelle erreicht. Da nun die Ranken unempfindlich gegen statischen Druck sind, so hängt die Reizung von der lebendigen Kraft des Stoßes ab und, wie schon früher besprochen, mussten kleine Thonpartikel mit gewisser Geschwindigkeit auftreffen, um die Ranke zu reizen (vgl. p. 497). Leicht kann man sich auch überzeugen, dass Schleifchen aus Zwirnsfaden, wenn sie vorsichtig aufgesetzt und in Ruhe gehalten sind, die Ranke nicht afficiren, dagegen diese bald reizen, wenn sie durch Luftzug in genügende Bewegung gebracht werden.

Lässt sich somit für einen gegebenen Körper bestimmen, bei welcher lebendigen Kraft des Stoßes die Reizschwelle erreicht ist, so kann doch diese nicht im allgemeinen durch die lebendige Kraft des Stoßes bemessen werden, wie gleichfalls schon hervorgehoben wurde (vgl. p. 497). Denn Gelatine und Quecksilber sind überhaupt unwirksam und die zur Reizung nöthige Deformation an der Kontaktfläche hängt selbstverständlich auch ab von der Gestalt und Gestaltung der in Berührung tretenden Flächen. Jedenfalls ist aber das Gewicht eines Körpers, in so weit es nur statischen Druck erzielt, ohne Belang für die Reizung, und aus DARWIN's Versuchen, in denen die Ranke von Passiflora gracilis schon durch 1,23 mg schwere Reiterchen von Platindraht gereizt wurden, folgt nur, dass trotz vorsichtigem Aufsetzen der Reiterchen und trotz Aufenthalt unter einer Glocke die zur Reizung dieser empfindlichen Ranken nöthige Stoßwirkung zu Stande kam.

---

1) Bau und Winden der Ranken und Schlingpflanzen 1827, p. 69.

2) Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen 1876, p. 118 u. 131. DARWIN schiebt die Reizung auf Druck.

Um die hohe Empfindlichkeit der Ranken von Sicyos angulatus in etwas zu kennzeichnen, theile ich hier das Resultat von Versuchen mit, in denen auf die Ranken, 20—30 mm von der Spitze entfernt, Reiterchen aus dünnen Baumwollenfäden gesetzt wurden. Aus der Länge dieser Fäden ergab sich ihr Gewicht, das direkt für ein 4 Meter langes Fadenstück bestimmt worden war. Ein solches Reiterchen, das 0,00025 mg wog, reizte bei vorsichtigem Aufsetzen und thunlichster Vermeidung von Bewegung eine sehr empfindliche Ranke nicht, während im Laufe einer Minute eine ziemliche Reizkrümmung sich einstellte, nachdem der Faden, durch mäßigen Luftzug in Bewegung gesetzt, sanfte Stöße gegen die Ranke ausübte. Unter den gleichen Bedingungen reagirten die Ranken nicht auf ein Fadenstückchen von 0,00012 mg Gewicht, das natürlich mit Steigerung der Stöße gleichfalls gereizt haben würde. Ebenso erzielen die an der Ranke langsam hinkriechenden Blattläuse keine Reizung. Die Ranken sind somit weit empfindlicher als unsere Haut, die durch so sanfte Berührungen nicht gereizt wird und für deren sensibelste Stellen in Versuchen Kammler's erst ein Gewicht von 0,002 mg bei mäßigem Aufschlag eine Tastempfindung bewirkte [1]).

Bei schwachem Reize ist die Einkrümmung aber nur gering und darin unterscheiden sich die Ranken von Mimosa pudica, in der ein wirksamer Anstoß die volle Bewegungsamplitude veranlasst. Deshalb ist die letztgenannte Pflanze sogleich nach der Reaktion unempfindlich, während die Ranke jederzeit zu weiterer Krümmung durch erneute Anstöße gereizt werden kann. Die Ranke reagirt also sowohl in der fortschreitenden als rückgängigen Reizbewegung und auch dann, wenn die Krümmung sehr weit fortgeschritten oder wieder ausgeglichen ist, bis endlich mit dem Alter die Sensibilität erlischt [2]).

Vermöge dieser Summation der Reizwirkung erzielen eine Reaktion aufeinander folgende Stöße, von denen ein einzelner keine sichtbare Bewegung hervorruft. Aus diesem Verhalten ergiebt sich ohne weiteres, dass der einzelne Stoß, wenn er auch keine merkliche Reaktion erzielte, doch einen gewissen Reizzustand hervorrief. Ein solcher Reizzustand klingt noch einige Zeit in der Ranke nach, ebenso wie ein zu merklicher Reaktion führender, wie für letzteren Fall die gewisse Zeit fortschreitende Krümmung anzeigt, welche mit intensiverem Reize auf längere Zeit ausgedehnt wird. Offenbar ist auch, je nach der Intensität des Anstoßes, die Zeitdauer verschieden, in welcher ein zu sichtbarer Reaktion nicht führender Reiz in der Ranke ausklingt. Eine nähere Aufhellung dieser Frage lag nicht in meiner Absicht und ich erwähne nur, dass weniger empfindliche Exemplare der

1) Vgl. Hermann, Handbuch d. Physiologie 1880, Bd. III, Abth. 2. p. 325.

2) Vgl. Darwin, l. c. p. 119; de Vries, s. l. causes d. mouvements auxotoniques 1880, p. 15. Sepabz. aus Archiv. Néerlandaises Bd. 15.

Ranken von Sicyos angulatus im Laufe einiger Minuten Reizbewegung zeigten, wenn sie in Intervallen von $^1/_2$ Minute durch je einen sanften Stoß berührt wurden, welcher, einzeln applicirt, keine merkliche Reaktion veranlasste. Übrigens erzielt, wie schon bemerkt wurde, eine einzelne einigermaßen kräftige Berührung mit einer Nadel oder einem Holzstäbchen eine merkliche Reizbewegung in empfindlichen Ranken von Sicyos angulatus [1]).

Während auf der einen Seite Reizwirkungen sich accumuliren, besitzen andererseits die Ranken eine gewisse Accommodation, in Folge deren bei gleichmäßiger Fortdauer der Stöße die Ranke die erzielte Krümmung theilweise oder ganz wieder ausgleicht. Eine solche Gewöhnung an den Reiz hat schon Darwin [2]) angenommen, doch kann jene aus den Versuchen dieses Forschers nicht gefolgert werden, da die durch das Auflegen von Schleifen erzielte Reizung in jedem Falle sich ausgleichen resp. vermindern muss, wenn nach den mit dem Auflegen verbundenen Stoßwirkungen ein statischer Druckzustand fortbesteht oder sanftere Stöße in der Folgezeit wirksam sind.

Zur Prüfung dieser Frage legte ich um Ranken von Sicyos Schleifen aus Baumwollengarn und zog diese sanft an, so dass sie bei den nachfolgenden Erschütterungen an derselben Stelle verblieben, jedoch ein wenig Spielraum hatten, um durch Reibung Reizung bewirken zu können. Die Wahl eines recht weichen Fadens sicherte zugleich die Anschmiegung an die Ranke und durch Ankleben von Wachskügelchen an die freien Enden des Fadens wurde, wenn nöthig, das mechanische Moment der beim Bewegen eintretenden Reibung verstärkt. Die Pflanzen kamen dann in aufrechter Stellung auf den Teller eines Klinostaten, und wurden gegen Luftzug durch eine übergestülpte Glocke geschützt. Nachdem die bei Anlegen der Schleifen erzielte Reizung im Laufe von $1^1/_2$—3 Stunden gänzlich ausgeglichen war, wurde, mit völliger Vermeidung besonderer Erschütterung der Pflanzen, der Klinostat in Gang gesetzt und brachte nun durch sein Ankeruhrwerk fortdauernd gleichmäßige Erschütterungen der Pflanze und der Ranken hervor.

Übereinstimmend in acht Versuchen krümmten sich in Folge der gleichmäßigen Erschütterungen die Ranken bis zu einem gewissen Grade, um dann eine rückgängige Bewegung zu beginnen, durch welche die Krümmung entweder gänzlich oder theilweise ausgeglichen wurde. Eine gänzliche oder nahezu gänzliche Ausgleichung trat in den Versuchen ein, in welchen die Krümmung höchstens bis ungefähr 80° fortgeschritten war, während da, wo dieselbe 120 bis 300° erreicht hatte, eine Krümmung von etwa 20 bis 40° verblieb. Da es keine Bedeutung hat, die Einzelheiten der Experimente aufzuführen, beschränke ich mich auf die Mittheilung,

1) Vgl. auch Darwin, l. c. p. 131.
2) L. c., p. 132.

dass in einem Versuche das Maximum der Einkrümmung mit 120° nach halbstündiger Erschütterung durch den Klinostaten erreicht, nach weiteren 10 Minuten dann der Rückgang schon recht bemerklich war, der zunächst schneller, dann langsamer verlief. Nach 1 Stunde war die Krümmung auf etwa 30° reducirt und diese verblieb während 2 Stunden, wurde dann aber wieder verstärkt, als für stärkere Erschütterung der Pflanze gesorgt wurde.

Kann auch vollständig gleichmäßige Fortdauer der Reizwirkung in den besagten Versuchen nicht gerade behauptet werden, so wird doch durch das übereinstimmende Resultat der Versuche die Accommodation außer Zweifel gestellt. Da aber bei genügendem Reize eine gewisse Einkrümmung verbleibt und in der Natur durch die Bewegungen der Ranke und der Pflanze verhältnismäßig kräftige und zudem in der Intensität veränderliche Reize ausgeübt werden, so wird diese Accommodation nicht leicht dahin führen, dass eine Ranke eine einmal gefasste Stütze wieder loslässt. Ist dann allmählich mit dem Auswachsen der Ranke die Reizkrümmung fixirt, so wird diese natürlich auch nach dem Entfernen der Stütze nicht mehr ausgeglichen [1]).

Die Accommodation verwickelt die Beziehungen zwischen Größe des Reizes und der Reaktion, Beziehungen, deren Aufhellung auch noch andere Schwierigkeiten entgegenstehen. Ohne diese eingehend zu behandeln, will ich nur darauf hinweisen, dass die sichtbar werdende Krümmung nicht allein von dem durch Stoß erzielten Auslösungsvorgang abhängt, sondern auch von den bei der Ausführung der Krümmung ins Gewicht fallenden Faktoren, die mit der Größe der Einkrümmung und der Dicke der Ranke veränderlich sind [2]). Dürften auch diese Schwierigkeiten zu überwinden sein, so habe ich doch nicht versucht, die fraglichen Beziehungen zu ermitteln. Jedenfalls steigt mit dem Reiz die Reaktionsgröße und demgemäß wird die durch schwachen Anstoß ausgelöste Krümmung vermehrt, sobald ein genügender Reizzuwachs einwirkt. Nach dem allgemeinen Eindruck scheint durch absolut gleichen Reizzuwachs eine Einkrümmung um so weniger vermehrt zu werden, je weiter diese fortgeschritten ist. Hiernach könnten also die im sog. Weber'schen Gesetz [3]) ausgesprochenen Beziehungen zwischen Reiz und Reaktion obwalten, doch müssen darüber die empirischen Erfahrungen entscheiden.

Die Einkrümmung der Ranke ist auch abhängig von der Ausdehnung der direkt gereizten Stelle und von der Fortpflanzung des Reizes. Da die Reizung eines Punktes die eines benachbarten oder entfernten Flächenelementes

1) Vgl. de Vries, Landwirthschaftl. Jahrbücher 1880, Bd. 9, p. 513.

2) Ich erinnere daran, dass mit der Dicke der Ranken die Schwierigkeit steigt, dünne Stützen zu umfassen. Vgl. Pfeffer, Physiologie. Bd. 2, p. 216.

3) Vgl. Pfeffer, Unters. a. d. bot. Institut in Tübingen 1884, Heft 3, p. 395.

nicht hemmt, so erstreckt sich also die Krümmung jedenfalls so weit, als eine auslösende Wirkung ausgeübt wird.

Vermöge der Fortpflanzung greift aber die Reizkrümmung über die direkt berührte Stelle hinaus[1]). Man überzeugt sich leicht hiervon, indem man die Ranke an einer Stelle berührt. An dieser liegt dann das Maximum der Einkrümmung, welche nach beiden Seiten hin um so weiter sich erstreckt, je intensiver der berührte Punkt gereizt worden war. Immerhin ist diese Reizfortpflanzung nur mäßig, denn sie erstreckt sich selbst bei starker Reizung in merklicher Weise meist nur einige Millimeter, selten bis zu 1 Centimeter weit, und so kommt es, dass z. B. bei Reizung zweier etwa 1—2 Centimeter von einander entfernter Punkte ein zwischenliegendes Stück ungekrümmt bleibt.

Habe ich auch die Art und Weise dieser Fortpflanzung des Reizes nicht näher zu ermitteln versucht, so lässt sich doch behaupten, dass sie nicht etwa in den mit der Einkrümmung verknüpften Zerrungen oder in einer Wasserströmung beruht, sondern eine Folge davon sein dürfte, dass die in den direkt gereizten Zellen erzielten molekularen Bewegungen und Umlagerungen auch nachbarliche Zellen ergreifen, mit der Ausbreitung aber allmählich ausklingen. Denn erhebliche mechanische Beugungen und Zerrungen, mit denen auch Wasserbewegungen im Innern verknüpft sind, reizen, wie früher (p. 489) gezeigt, die Ranke nicht. In dieser aber wirken die auslösenden Stöße nur gegen die Epidermiszellen und von diesen aus muss sich der Reiz nicht nur seitlich, sondern auch ins Innere der Ranken fortpflanzen. Die Bewegung wird dann durch die ausgelöste osmotische Spannungsänderung erzielt, doch ist noch nicht entschieden, ob der Turgor auf der reizbaren Seite sinkt oder auf der unempfindlichen Seite zunimmt, oder ob eine Kombination dieser Faktoren wirksam ist[2]). Im Zusammenhang mit diesen Fragen ist auch noch zu entscheiden, ob die Zellen der gegen direkte Stöße unempfindlichen Flanke der Ranke durch die von den sensiblen Zellen ausgehenden Impulse in einen Reizzustand gesetzt werden[3]).

Für die Unabhängigkeit der Reizfortpflanzung von der Wasserbewegung können auch die Erfolge angeführt werden, welche beim Durchschneiden der Ranken mit einem scharfen Messer erzielt werden. Hierbei schießt aus der Schnittfläche bei Sicyos angulatus und Passiflora gracilis ein Wassertropfen hervor, nicht aber bei Cobaea scandens, obgleich auch in der Ranke dieser Pflanze eine von der verletzten Stelle ausgehende Reizkrümmung eintritt. Ebenso erfolgt, trotz des Hervorschießens des Wassertropfens, keine Reizung der Ranken von Sicyos, wenn die Verletzung an

1) Vgl. de Vries, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 304.
2) Vgl. Pfeffer, Physiologie Bd. II, p. 219.
3) Einiges Allgemeine über Reizfortpflanzung wird später besprochen werden.

der unempfindlichen basalen Partie der Ranke geschieht. Wie die Ranken bei Einschnitten in die unempfindliche Flanke sich verhalten, habe ich nicht genugsam verfolgt, um entscheidend urtheilen zu können. Auch beschränke ich mich hier darauf, hinsichtlich dieser Experimente nur noch mitzutheilen, dass beim Durchschneiden der reizbaren Zone der Ranke das der Schnittfläche benachbarte Stück ungekrümmt bleibt, was übrigens als Folge der Verletzung recht wohl verständlich ist.

5. Ranken verschiedener Pflanzen und Blattkletterer.

Wurden auch andere Pflanzen nur beiläufig in den Kreis der Untersuchung gezogen, so erlauben doch die hierbei gewonnenen Resultate, das speciell für Sicyos angulatus aufgestellte Empfindungsvermögen in gleicher Weise allen Ranken zuzuschreiben. In wie weit die Versuche Analogie in der Reizbarkeit der Ranken von Sicyos angulatus und von anderen Pflanzen ergaben, ist aus den folgenden kurzen Mittheilungen zu entnehmen.

In den Kreis der Untersuchung wurden gezogen die empfindlichen und gleichfalls nur einseitig reizbaren Ranken von Bryonia dioica und Passiflora gracilis, die meist nur einseitig reizbaren Ranken von Pisum sativum, sowie die allseitig empfindlichen Ranken von Cobaea scandens und Smilax aspera, von denen die ersteren leicht, die letzteren erst bei etwas stärkerem Anstoße gereizt werden. Näheres über Reizbarkeit und Verhalten der Ranken dieser Pflanzen brauche ich hier nicht zu berichten, da Darwin in seiner bekannten Arbeit hierüber Aufschluss giebt.

Für die Ranken sämmtlicher genannter Pflanzen wurde Unempfindlichkeit gegen feuchte 14procentige Gelatine, für alle, mit Ausnahme von Smilax aspera, auch Reizbarkeit durch Gelatine konstatirt, die nach Abtrocknen der Oberfläche adhärirte. In den Versuchen mit feuchter Gelatine wurde immer sehr kräftig gerieben oder gestoßen und diese Behandlung genügend lange, z. Th. während 15 Minuten fortgesetzt. Auch wurden die Ranken von Smilax aspera, welche nach kurzer Reibung mit einem Holzstäbchen erst im Laufe von $^1/_2$ bis 1 Stunde reagiren, während $1^1/_2$ Stunde in Intervallen von 5 bis 10 Minuten mit der feuchten Gelatine gerieben, ohne einen Reizerfolg zu erzielen.

Die Unempfindlichkeit gegen stationären Druck einer Nadel oder eines Holzstäbchens, ebenso gegen Reibung mit Quecksilber wurde für die Ranken von Bryonia dioica, Passiflora gracilis und Cobaea scandens festgestellt.

Als weiteres Untersuchungsobjekt diente Adlumia cirrhosa Raf., eine Pflanze aus der Familie der Fumariaceen[1]). Die Fiederblätter dieser Pflanze bieten theilweise ähnliche Übergänge zu den Ranken, wie sie

1) Vgl. Darwin, Bewegungen und Lebensweise kletternder Pflanzen 1876, p. 59.

Darwin[1]) für Corydalis claviculata beschrieben und abgebildet hat. Indem ich hierauf verweise, bemerke ich, dass auch bei unserer Pflanze die speciell zum Schlingen bestimmten Blattzipfel mit kleineren, oft sehr kleinen Blättchen besetzt sind. Werden die allseitig empfindlichen Blattstiele dieser schlingenden Theile des gefiederten Blattes einigemal mit einem Holzstäbchen gerieben, so zeigt sich nach 7 bis 20 Minuten Reizbeginn und nach 1 bis 1½ Stunden kann bei genügender Reizung die Krümmung bis zu einem vollen Kreise fortgeschritten sein. Bald darauf beginnt die rückläufige Bewegung, durch welche eine volle Kreiskrümmung im Laufe von 2—4 Stunden ganz oder zum größten Theil ausgeglichen wird.

Auch an den empfindlichsten Blättern konnte durch Reiben mit feuchter Gelatine nie eine Reizung erzielt werden, selbst wenn im Laufe einer Stunde die Blattstiele wiederholt während einiger Minuten gerieben und gestoßen wurden. Mit adhärirender Gelatine wurde dagegen eine Reizbewegung bei genügend kräftiger Reibung erzielt. Hiernach dürfte also wohl allgemein das Empfindungsvermögen der Blattkletterer übereinstimmend mit dem echter Ranken sein.

6. Drosera.

Ein analoges Empfindungsvermögen wie die Ranken besitzen die Drüsenhaare von Drosera, welche durch Stoß oder Reibung fester Körper, nicht aber durch stationären Druck oder durch Stoß und Reibung von Wasser oder Quecksilber gereizt werden. Meine diesbezüglichen Versuche wurden namentlich an Drosera rotundifolia L. angestellt, welche auch Darwin vorwiegend benutzte, doch zeigten auch Drosera intermedia Hayne und longifolia L. ein gleiches Verhalten.

Die in so mannigfacher Weise interessante Reizbarkeit von Drosera kann hier nur mit Rücksicht auf unsere Frage ins Auge gefasst werden. Unter Verweisung auf Darwin's bekanntes Werk und auf zusammenfassende Darstellungen genügt es deshalb hier daran zu erinnern, dass die Drüsenhaare von Drosera außer durch Berührung, also durch mechanische Wirkung, auch durch den chemischen Einfluss verschiedener Stoffe gereizt werden. In beiden Fällen verläuft die Bewegung ähnlich, nur pflegen die chemischen Anstöße im allgemeinen ausgiebiger zu wirken und eine länger andauernde Einkrümmung zu veranlassen, als die mechanischen Reize[1]). Wir haben indess dieses nicht weiter zu berücksichtigen, da wir hier nur die Bedingung der mechanischen Reizung, nicht aber im näheren die erzielten Bewegungen ins Auge fassen.

Empfindlich ist nur das Köpfchen der Drüsenhaare, welches nach

---

1) L. c. p. 94.

2) Darwin, Insektenfressende Pflanzen, deutsch von Carus 1876, p. 20, 239.

einem erfolgreichen Reize eine Krümmungsbewegung in der relativ entfernten unteren Partie des Haares verursacht [1]). Bei Reizung eines der großen Drüsenhaare des Randes bleibt die Krümmung gewöhnlich auf dieses beschränkt oder verbreitet sich nur auf wenige benachbarte Haare. Dagegen tritt eine ausgedehntere Ausbreitung des Reizes besonders bei Reizung der kleineren Drüsenhaare auf der Mitte des Blattes ein, eine Ausbreitung, welche übrigens von der Intensität des Reizes und besonders auch von der nach Alter u. s. w. verschiedenen Empfindlichkeit der Haare abhängig ist. Günstigen Falles verbreitet sich der centrifugal fortschreitende Reiz auf alle Drüsenhaare und ergreift auch Haare, deren Köpfchen zuvor entfernt wurden, indem der von Drüsenköpfchen benachbarter Haare ausgehende Impuls, in gleicher Weise wie der von dem eigenen Köpfchen ausgehende Impuls, die Bewegung zu veranlassen vermag [2]).

Für Konstatirung der Reizbarkeit sind aber die Drüsenhaare des Blattrandes die geeignetsten, da bei ihrer Größe eine beginnende Bewegung am leichtesten zu bemerken ist und sie zudem die größte Bewegungsamplitude, schon ihrer Stellung halber, auszuführen vermögen. Auf diese randständigen Drüsenhaare beziehen sich die folgenden Untersuchungen, welche nur zu entscheiden hatten, ob ein bestimmter Eingriff reizend oder nicht reizend wirkt.

Wird ein Drüsenköpfchen der randständigen Haare mit einer Nadel, einem Glasfaden oder irgend einem festen Körper sanft gerieben, so ist in günstigen Fällen schon nach 10 bis 20 Sek. der Beginn der Bewegung zu bemerken, welche in 5 Minuten bis 90°, in 10 bis 20 Minuten so weit fortschreiten kann, dass das Drüsenköpfchen der Blattmitte aufgepresst wird [3]). Weniger empfindliche Haare reagiren aber, selbst bei starkem Reize, nur langsam und krümmen sich nur wenig. Es ist deshalb geboten, immer auf die Empfindlichkeit der Haare zu achten und sich bei negativem Resultate von der Reizbarkeit des Versuchsobjektes zu überzeugen.

Auf eine zu kurze Berührung reagiren die Drüsenhaare von Drosera nicht merklich, doch hat bei sehr empfindlichen Objekten schon eine über 3 Sekunden ausgedehnte Berührung einen merklichen Erfolg, der sich in einer freilich nur geringen Krümmung ausspricht. Wie in Ranken, steigt auch in den Haaren der Blätter von Drosera die Ausgiebigkeit der Bewegung mit der Intensität und insbesondere auch mit der Dauer des Reizes. Des letzteren Umstandes halber hat auch hier eine relativ kräftige flüchtige Berührung wenig oder keinen Erfolg, während bei Fortdauer dieser Reizung eine erhebliche Krümmung eintritt [4]). In dieser Empfindlichkeit geben die Drüsenhaare von Drosera den empfindlichsten Ranken nichts

1) Darwin, l. c. p. 208.
2) L. c. p. 249.
3) Vgl. Darwin, l. c. p. 10.
4) Vgl. Darwin, l. c. p. 239.

nach, denn jene ergaben eine merkliche Reizbewegung, als Darwin [1]) ein Stückchen Haar im Gewicht von 0,000822 mg auf ein Köpfchen gebracht hatte. Dabei waren die Objekte ruhig gehalten und so war die Intensität der Stöße vielleicht sogar geringer, als in den Versuchen mit den Ranken von Sicyos angulatus, welche bei stärkerer Bewegung durch einen 0,00025 mg schweren Faden gereizt wurden.

Zur Reizung bedarf es, wie schon Darwin [2]) konstatirte, direkter Berührung mit der Oberfläche des Drüsenköpfchens, und demgemäß unterbleibt eine Reizbewegung, wenn die in das Sekret gelangenden festen Körpertheilchen nicht bis zur Oberfläche des Köpfchens durchdringen.

Nach Herstellung dieses Kontaktes mit der Oberfläche des Drüsenköpfchens ist aber nicht, wie Darwin annimmt, stationärer Druck, sondern, ebenso wie bei den Ranken, Stoß und Reibung Ursache der Reizung. Abgesehen von dem Indifferentismus gegen den Druck von Quecksilber, geht dieses aus direkten Versuchen mit festen Körpern hervor. Ich operirte namentlich mit Kügelchen aus tief blauem Glase von $^3/_4$ — $1^1/_2$ mm Durchmesser, welche durch Anschmelzen eines Glasfädchens dargestellt waren. Eine solche Glasperle wurde in direkten Kontakt mit dem Drüsenköpfchen und zwar mit dessen zenithwärts gewandter Seite gesetzt, so dass die Berührung dauernd erhalten blieb. Bei genügender Schwere der Körper sinken diese vermöge des eigenen Gewichts durch das Sekret, doch wurden sie z. Th. vorsichtig mit Hülfe eines Stäbchens angedrückt, und in jedem Falle der hergestellte Kontakt mit Hülfe einer Lupe kontrolirt. Bei solcher Operation werden unvermeidlich einige Haare gereizt, die aber, welche in den nächsten 5—10 Minuten keine Reaktion zeigten, verhielten sich fast immer während mehrerer Stunden indifferent, sofern für ganz zitterfreie Aufstellung gesorgt war, reagirten dann aber baldigst, wenn die Pflanze etwas erschüttert wurde.

In einem Versuche brachte ich an die Köpfchen von 17 Drüsenhaaren der Drosera rotundifolia solche Glasperlen. An 5 Haaren trat im Laufe von 8 Minuten Reizbewegung ein, welche von den übrigen 12 Haaren, bei zitterfreier Aufstellung, aber nur ein einziges im Laufe der nächsten 6 Stunden ausführte. Als dann durch Aufstellung des Topfes auf den Teller eines Klinostaten mit Ankeruhrwerk Erschütterung erzielt wurde, waren nach 5 Minuten in den bisher ungereizten 11 Haaren Reizbewegungen eingetreten, ebenso in den zu Beginn des Versuches gereizten Haaren, die inzwischen ihre Einkrümmung gänzlich oder zum größten Theil ausgeglichen hatten. Für diese letzteren Haare war nicht nur durch die direkte Beobachtung, sondern auch durch die anfängliche Reizung die Realität des Kontaktes mit der Oberfläche der Drüsenhaare erwiesen. Zu gleichem Resultate führten andere Versuche, auch solche, in denen Reiterchen

1) L. c. p. 24. 2) L. c. p. 26.

aus feinem Platindrath den Drüsenköpfchen aufgesetzt waren und einen relativ erheblichen Druck auf diese ausübten.

Es ist also gewiss, dass eine Reizung nicht durch statischen Druck erzielt wird, auch wenn diesen Körper verursachen, welche bei Reibung und Stoß reizend wirken. Durch Stoß wird aber, bei der großen Empfindlichkeit von Drosera, leicht ein genügender Reiz ausgeübt, der deshalb bei nicht ganz zitterfreier Aufstellung der Möbel, bei zufälligem Gleiten des Kontaktkörpers u. s. w. leicht eintritt. So wird es begreiflich, dass vorsichtig aufgelegte Glassplitter u. s. w. häufig als Reiz auf die Drüsenhaare von Drosera wirken, doch überzeugt man sich leicht, wie viel sicherer diese Reizung bei Erschütterung der Pflanze eintritt. Auch Darwin bemerkte dieses, schob indess diese Förderung auf Herstellung des Kontaktes der auf oder in dem Sekret liegenden Körper mit der Oberfläche der Drüsenhaare, ein Umstand, der natürlich auch gelegentlich in Betracht kommen kann.

Wie bei den Ranken besteht auch bei unsern Objekten eine Gewöhnung an den Reiz, denn, wie schon Darwin kennen lernte, kehren die eingekrümmten Haare mit der Zeit, trotz Fortdauer des mechanischen oder chemischen Reizes, in ihre ursprüngliche Lage zurück und zwar bei mechanischer Reizung schneller, als bei chemischer Reizung. Da nicht zu ersehen ist, ob in Darwin's Versuchen die mechanische Reizwirkung fortdauerte, brachte ich, ähnlich wie in den Versuchen mit Ranken, einen Topf mit Drosera rotundifolia auf den Teller des Klinostaten, der vermöge seines Ankeruhrwerkes gleichmäßige Erschütterungen ertheilte. Durch diese wurden die bis dahin indifferent gebliebenen Drüsenhaare gereizt, auf deren Köpfchen sehr kleine Glassplitterchen gebracht worden waren. Bei so schwachem Reiz ging gewöhnlich die Einkrümmung nicht bis zum Kontakt mit der Blattmitte und begann wieder rückgängig zu werden, nachdem die Haare im Laufe von 1—3 Stunden sich mehr oder weniger weitgehend gebogen hatten. Wie die Ranken sind auch die Drüsenhaare von Drosera während solcher fortschreitenden und rückgängigen Bewegung für einen neuen Reiz empfänglich.

Auf die Unempfindlichkeit der Drüsenhaare von Drosera gegen kräftigen Aufschlag von Wassertropfen machte bereits Darwin [1]) aufmerksam und, wie durch diese Flüssigkeit, werden die Drüsenhaare auch nicht gereizt durch die Reibung mit Quecksilber.

Um die Reibung der Drüsenhaare mit Quecksilber zu bewerkstelligen, verfuhr ich in folgender Weise. Auf die Fläche eines etwa 4 Millimeter breiten Streifens aus dünnem Glase wurde ein niedriger Ringwall aus Klebwachs gebracht und in den so umschlossenen Raum ein Tropfen reines Quecksilber gegeben, dessen hervorragende Kugelfläche zu der Reibung des Drüsenhaares benutzt wurde. Um diese auszuführen, war an die

1) L. c. p. 31.

andere Seite des Glasstreifens ein Handgriff gekittet, der in ein Stativ befestigt wurde. Mit der Drüse eines Haares des Blattrandes, das etwas zurückgeschlagen oder in schief abwärts geneigte Lage durch entsprechende Stellung des Blattes gebracht worden war, wurde dann das Quecksilber in Kontakt gebracht und durch entsprechende Bewegung des Handgriffes Reibung hergestellt. Bei Vermeidung des Kontaktes mit dem Wachsrand kam nie eine Reizung zu stande, auch nicht wenn möglichst schnell gerieben und das Drüsenköpfchen dabei thunlichst dem Quecksilber angepresst wurde. Oft wurde die Reibung auf 15 bis 25 Minuten ausgedehnt, ohne dass in dieser oder der folgenden Zeit Reizung erfolgte, die aber dann an denselben Objekten nach 1 bis 2 Minuten im Gange war, wenn mit einer Nadel berührt wurde. Diese Reizung trat auch ein, wenn das Drüsenköpfchen berührt wurde, während es mit dem Quecksilber in Kontakt stand, das also innerhalb der Versuchszeiten nicht schädigend auf Drosera wirkte.

Beim Hin- und Herbewegen gleitet das Drüsenköpfchen ziemlich leicht auf dem Quecksilber, bei dessen Senkung das Köpfchen in Folge der Adhäsion des Sekretes erst abreißt, nachdem durch eine Biegung des Haares eine gewisse Spannung eingetreten ist. Beim Abreißen bleibt das Sekret entweder am Drüsenköpfchen oder theilweise am Quecksilber haften, doch wie dem auch sei, eine Reizung erfolgt auch bei oft wiederholtem Anlegen und Abreißen nicht. In diesen Experimenten, sowie in den Versuchen mit Reibung durch Quecksilber ergaben Drosera rotundifolia, longifolia und intermedia in gleicher Weise ein negatives Resultat.

In anderen Experimenten mit Drosera rotundifolia wurde ein kleiner Quecksilbertropfen, von etwa $^1/_4$ bis $^1/_2$ mm Durchmesser, auf ein Drüsenköpfchen gebracht und dann die Pflanze in der schon beschriebenen Weise mit Hülfe des Klinostaten in Erschütterung gehalten. Selbst wenn diese durch 5 Stunden fortgesetzt wurde, erfolgte nie eine Reizung an den 16 in dieser Weise untersuchten Drüsenhaaren, die aber nach diesem verlängerten Kontakt mit Quecksilber auf Reibung mit einer Nadel in wenigen Minuten reagirten. Da bei reichlichem Sekrete die Quecksilbertröpfchen leicht nach unten sinken und so der Kontakt mit dem Drüsenköpfchen verloren geht, empfiehlt es sich, zuvor das Sekret theilweise zu entfernen. Durch diese Entfernung des Sekretes werden, wie schon durch Darwin [1]) bekannt ist, die Drüsenhaare von Drosera nicht gereizt.

Gelatine wirkt durch ihre chemische Qualität auf Drosera als Reizmittel [2]) und ich habe deshalb nicht versucht, die mechanische Aktion jener festzustellen. Jedenfalls ist aber schon durch das übrige Verhalten genugsam erwiesen, dass das Empfindungsvermögen der Drüsenhaare von Drosera im Princip mit dem der Ranken übereinstimmt.

---

1) L. c. p. 31. 2) Vgl. Darwin, l. c. p. 98.

7. Anderweitige Kontaktreize.

Voraussichtlich wird auch in anderen Fällen, in denen nicht ein einzelner Stoß, sondern dauernde Berührung als Reiz wirkt, wie in dieser Hinsicht, auch in den näheren Reizbedingungen Übereinstimmung mit dem Empfindungsvermögen der Ranken, wenigstens in principieller Hinsicht bestehen. Doch kann natürlich nur die Erfahrung entscheiden und eine sichere Beurtheilung ist um so weniger möglich, als in den meisten Fällen nur die Reizbarkeit durch Kontakt und diese nicht einmal immer sicher nachgewiesen ist.

Einen Fall, in dem wenigstens gezeigt, dass der Kontakt eines festen Körpers, nicht aber Wasser als Reiz wirkt, bieten die Ranken von Ampelopsis hederacea dar, an welchen durch Berührung die Produktion von Haustorien veranlasst wird. Diese Haustorien bilden sich, wie Mohl [1]) nachwies, durch den Kontakt mit einem festen Körper, während, wie ich zeigte, Wasser nicht als Reiz wirkt.

Wahrscheinlich entspricht auch das Empfindungsvermögen von Pinguicula dem von Drosera. Die Blätter von Pinguicula reagiren, wie durch Darwin [2]) bekannt, auf Berührung und auf gewisse chemische Reize in der Art, dass der Blattrand sich nach innen krümmt. Diese Einkrümmung wird im Laufe von $^3/_4$ bis 3 Stunden bemerklich und tritt immer sehr präcis durch chemischen Reiz, z. B. durch ein Stückchen einer Fliege ein. Dagegen fällt diese Reizkrümmung bei Kontakt mit einem festen, chemisch nicht reizenden Körper meist nur gering aus und ist öfters kaum bemerklich. Da ich die Reaktion der Blätter von Pinguicula vulgaris so schwach und unsicher fand, verfolgte ich nicht näher die Kontaktreizbarkeit dieser Pflanze. Nach dem Eindruck einer Anzahl von Versuchen, in denen Stückchen Glas oder Platindraht auf die Blätter gelegt und die Pflanze entweder zitterfrei oder erschüttert gehalten wurde, scheint es mir indess unzweifelhaft, dass statischer Druck auch in Pinguicula nicht als Reiz wirkt. Ferner sah ich eine Reizung in keinem der Versuche eintreten, in welchen sich Quecksilbertropfen auf dem in Erschütterung gehaltenen Blatte befanden.

Ohne weiteres Eingehen nenne ich hier als Beispiele, in denen Kontaktreiz nachgewiesen oder wahrscheinlich ist, die Schlingpflanzen [3]); die Hutpilze, welche vermöge dieser Reizbarkeit Grashalme umwachsen; Cuscuta, deren Haustorien sich in Folge von Berührung bilden; ferner die Wurzeln [4]). Die Reizbarkeit dieser, insbesondere der Erfolg, welchen der

---

1) Vgl. d. Literaturangaben in Pfeffer, Physiologie, Bd. II, p. 152.

2) Insektenfressende Pflanzen. Deutsch von Carus 1876, p. 332.

3) Jahrb. f. wiss. Botanik 1884, Bd. 15, p. 342.

4) Vgl. die Literatur bei Pfeffer, Physiologie Bd. II, p. 151 u. 245. Aus jüngerer Zeit stammen die Beobachtung Wortmann's (Bot. Ztg. 1881, p. 386), nach der die Stolonen von Mucor stolonifer durch Kontakt zur Produktion von Fruchtträgern und Rhi-

gegen die Wurzelspitze wirkende Kontakt eines festen Körpers erzielt, ist noch nicht genügend aufgehellt. Nach eigenen Erfahrungen walten hier besondere Verhältnisse ob, welche die bisherigen Untersuchungen nicht geklärt haben, auf die ich übrigens an dieser Stelle nicht eingehen kann.

Die Annahme, dass ein Kontaktreiz die Produktion von Wurzelhaaren an den Brutknospen von Marchantia veranlasse, wird weiterhin als irrthümlich gekennzeichnet werden.

8. Vergleichung der Kontaktreize und Stofsreize.

Nach Präcisirung des besonderen Empfindungsvermögens der Ranken und der sich diesen anschließenden reizbaren Pflanzen ist es am Platze, einen Blick auf die Gesammtheit der durch Stoß, Reibung oder Erschütterung auslösbaren Reizbewegungen zu werfen. Bei aller spezifischen Eigenthümlichkeit, welche verschiedene Pflanzen in ihren Bewegungen hinsichtlich der äußeren Erscheinung und des zeitlichen Verlaufs bieten, lassen sich doch mit Rücksicht auf das Empfindungsvermögen zwei Typen unterscheiden; der eine Typus ist repräsentirt durch die Ranken, welche unter den näher aufgeklärten Bedingungen auf Stoß reagiren, der andere durch Mimosa pudica, in der jeder beliebige Stoß und jede beliebige Erschütterung bei genügender Intensität eine Reizung zu veranlassen vermag. Dem Typus der Ranken kommt, nach früherer Bezeichnung, eine Empfindlichkeit gegen Kontaktreiz, dem Typus der Mimosa eine Empfindlichkeit gegen Stoßreiz zu und ich nehme keinen Anstand, diese Bezeichnung beizubehalten, welche dem auffälligen Unterschiede Rechnung trägt, dass Mimosa schon durch einen einzelnen Stoß, die Ranken aber erst durch längeren Kontakt zu ausgedehnter Bewegung veranlasst werden. Es ist dabei allerdings zu beachten, dass dieser Kontakt nicht durch statischen Druck, sondern durch die Fortdauer von Stoßwirkungen zur Reizung führt, denn auf statischen Druck reagiren weder die durch Kontakt, noch durch Stoß reizbaren Pflanzen.

In allen Fällen wird also nur durch Stöße eine Reizung herbeigeführt; während aber die dem Typus der Mimosa zugehörigen Pflanzen durch jede irgendwie in genügendem Maße erzielte Erschütterung und Zerrung und somit auch durch jede beliebige Stoßwirkung gereizt werden, reagiren die Ranken nur auf Stoßwirkungen, welche gegen diskrete nahe benachbarte Punkte eine ungleiche Kompression ausüben (vgl. p. 499).

In diesem differenten Empfindungsvermögen liegt der Unterschied zwi-

---

zoiden veranlasst wurden, sowie die Versuche von Errera (Bot. Ztg. 1884, p. 563), welche für eine den Ranken ähnliche Reizbarkeit von Phycomyces nitens sprechen. — Die Produktion von Wurzelhaaren wird dagegen nach Fr. Schwarz (Unters. a. d. bot. Institut in Tübingen 1883 p. 161) nicht durch einen Kontaktreiz fester Körper veranlasst.

schen den auf Kontaktreiz und den auf Stoßreiz reagirenden Pflanzen, welche letztere auch durch allgemeine Erschütterung, durch den Stoß von Wasser, Quecksilber oder 14procentiger Gelatine gereizt werden, während Ranken und Drüsenhaare auf solche Angriffe nicht reagiren. In der That scheint die bezeichnete Empfindlichkeit allgemein den durch Stoß reizbaren Pflanzen zuzukommen [1]), welche nur nebenbei in den Kreis meiner Untersuchung gezogen wurden. Reizbarkeit beim Schlagen oder Reiben mit 14procentiger Gelatine konstatirte ich, außer an Mimosa pudica, für die Blätter von Dionaea muscipula, Biophytum sensitivum und Oxalis acetosella; für die Staubgefäße von Centaurea jacea, Berberis vulgaris, Helianthemum vulgare und Sparmannia africana; für die Narben von Martynia lutea, Mimulus luteus und Goldfussia anisophylla; endlich für Chlamydomonas pulvisculus, dessen Wimpern gegen Kontakt und überhaupt gegen Wechsel äußerer Verhältnisse empfindlich sind und bei Reizung unter vorübergehender Einstellung der Bewegungsthätigkeit sich strecken [2]). Für einen Theil der genannten Pflanzen wurde auch Reizung durch Erschütterung (ohne Kontakt) und durch den Aufschlag von Quecksilbertropfen festgestellt, nämlich für Mimosa pudica, Biophytum, Oxalis; Staubgefäße von Centaurea, Berberis, Sparmannia; Ranken von Martynia und Goldfussia. Ebenso reizt die genannten Pflanzen, schon der allgemeinen Erschütterung halber, ein genügend kräftiger Wasserstrahl, doch scheint ein solcher, wenn Bewegung des Blattes möglichst ausgeschlossen ist, mit relativ hoher Kraft auf die Gelenke von Mimosa pudica auftreffen zu müssen, um als Reiz zu wirken [3]). Ich muss indess, da ich den Gegenstand nicht verfolgte, dahin gestellt sein lassen, ob der Stoß eines festen Körper, abgesehen von der allgemeinen Erschütterung, noch in specifischer Weise, etwa wie in den Ranken, als Reiz wirksam ist.

Soweit die derzeitigen Erfahrungen reichen, bieten obige Kriterien eine gute Unterscheidung der auf Stoßreiz oder Kontaktreiz reagirenden Pflanzen, und eigentliche Übergänge zwischen beiden Typen sind für den Augenblick nicht bekannt, es sei denn, dass Erschütterungen doch ein klein wenig die Ranken oder die Drüsenhaare von Drosera reizen (vgl. p. 488). Es ist indess wahrscheinlich, dass es auch Pflanzen giebt, die sowohl gegen Kontaktreiz als auch gegen Stoßreiz empfindlich sind [4]). Im

---

1) Vgl. die Literatur in Pfeffer, Physiologie II, p. 244.

2) Unters. a. d. bot. Institut in Tübingen 1884, p. 444.

3) Auch die Blätter von Dionaea werden durch einen kräftigen Wasserstrahl gereizt, indess öfters nicht durch einen mit nur mäßigem Anprall auftreffenden Wassertropfen. Hierdurch erklärt es sich, dass Darwin (Insektenfressende Pflanzen 1876, p. 263), Dionaea Unempfindlichkeit gegen den Aufschlag von Wasser zuschreibt, ein Irrthum, den Munk (Die elektrischen und Bewegungs-Erscheinungen am Blatte von Dionaea 1876 p. 104) berichtigte.

4) Es gilt dieses eigentlich für die dem Typus von Mimosa sich anschließenden

Keime schlummert ja die Empfindlichkeit gegen verschiedene äußere Anstöße in jedem Protoplasmakörper, dessen specifische Sensibilität im allgemeinen in einer für die Pflanze zweckentsprechenden Weise nach dieser oder jener Seite ausgebildet ist[1]). Und wie die eine Pflanze in auffälliger Weise nur geotropische, die andere gleichzeitig heliotropische Bewegungen auszuführen vermag, wie die Blätter von Mimosa auf Stoß, die Blätter von Dionaea aber außerdem auf chemische Reize reagiren, dürfte wohl das Empfindungsvermögen in irgend welchen Pflanzen derart fortgebildet sein, dass sowohl Stoßreiz als Kontaktreiz Bewegung veranlassen. Für Ranken und für die Drüsenhaare von Drosera ist Unempfindlichkeit gegen mechanische Erschütterungen und den Anprall von Wasser geradezu vortheilhaft, während Empfindlichkeit gegen Kontaktreiz für die dem Typus von Mimosa zugehörigen Pflanzen nutzlos oder gar nachtheilig wäre. Beispielsweise würden die im Dienste des Befruchtungsgeschäftes stehenden Reizbewegungen der Staubgefäße und der Narben nicht wiederholt in Aktion treten können, wenn durch Berührung eines festen Körpers ein dauernder Reizzustand unterhalten würde, ferner wäre eine dauernde Reizkrümmung unzweckmäßig für die auf Insektenfang berechneten plötzlichen Reizbewegungen der Blätter von Dionaea, und soll Mimosa pudica immer wieder Thiere abschrecken können, so muss sie auf Stoßreiz mit schneller Bewegung antworten.

Durch die Empfindlichkeit gegen allgemeine Erschütterung und somit auch gegen Stoß einerseits, und gegen besondere diskontinuirliche Stoßwirkung andererseits wird unmittelbar die verschiedene Ausbildung des Empfindungsvermögens charakterisirt. In dieser kausalen Differenz ist jedenfalls das beste Kriterium für die Unterscheidung der specifischen Reizbarkeit der dem Typus der Mimosa oder dem Typus der Ranken sich anschliessenden Pflanzen gegeben, und diese Unterscheidung wird nicht beeinträchtigt, wenn in einer Pflanze die Sensibilität gleichzeitig im Sinne der Kontaktreizung und der Stoßreizung ausgebildet sein sollte. Alle übrigen Differenzen, welche auf Größe der Empfindlichkeit, auf Ausgiebigkeit und zeitlichen Verlauf der Reizbewegungen hinauskommen, können naturgemäß nicht durchgreifend sein, da sie sich nicht als nothwendige Folge aus dem besagten Unterschied des Empfindungsvermögens beider Typen ergeben, und in der That fehlt es hinsichtlich jener Differenzen nicht an verbindenden Gliedern. Immerhin haben die dem Typus von Mimosa und dem Typus der Ranken sich anschließenden Reizbewegungen Eigenheiten aufzuweisen, welche trotz aller Übergänge doch zu einer Unterscheidung der auf Kontaktreiz und der auf Stoßreiz reagirenden Pflanzen Veranlassung geben konnten, ehe die eigentliche Differenz im Empfindungsvermögen aufgehellt war.

Pflanzen, die nur nicht in hervorragender Weise auf die besondere Stoßwirkung reagiren, welche allein in Ranken Reizung herbeiführt.

1) Vgl. Pfeffer, Physiologie II, p. 231.

In Mimosa, einem typischen Repräsentanten der Reizbarkeit durch Stoß, wird bekanntlich durch eine Erschütterung, und ebenso durch einen einzelnen Stoß, sofern eine zur Auslösung ausreichende Schwelle erreicht ist, die schnell verlaufende Ausführung der unter den gegebenen Bedingungen überhaupt möglichen Bewegungsamplitude veranlasst, während Ranken, die typischen Repräsentanten der Reizbarkeit durch Kontakt, auf einen einzelnen, selbst einen kräftigen Stoß gar nicht oder doch nur wenig reagiren, bei Fortdauer der Stöße aber, selbst wenn diese sehr sanft sind, mit einer relativ langsam fortschreitenden und in der Ausgiebigkeit von Dauer und Intensität der Reizung abhängigen Bewegung antworten. Die Ranken reagiren somit auf viel leichtere Berührungen als Mimosa pudica, in der aber die Auslösungen von der mechanischen Intensität eines einzelnen Stoßes, nicht, wie in den Ranken, von der Summation dieser Stöße abhängt. Ferner tritt bei Mimosa die Reaktion schnell, gleichsam explosionsartig, bei den Ranken aber allmählicher ein.

Unter Herbeiziehung der Reizbewegungen anderer Pflanzen wird die soeben gekennzeichnete Kluft zwischen Mimosa und Ranken überbrückt. Denn sehr empfindliche Ranken reagiren schon in merklicher Weise auf einen einzelnen kräftigen Stoß, der in Blättern von Oxalis acetosella und Robinia pseudacacia, also in dem Typus von Mimosa sich anschließenden Pflanzen, nur eine begrenzte und langsam verlaufende Bewegung hervorruft, welche durch aufeinanderfolgende Reizwirkung gesteigert wird. Eine Summation der Reizwirkungen kommt übrigens nach Burdon-Sanderson [1]) auch dem Blatte von Dionaea zu, in welchem bei sanfter Berührung mit einem Pinsel erst nach öfterer Wiederholung dieser Berührungen eine Reizbewegung ausgelöst wird.

Diese Beispiele genügen, um zu zeigen, wie hinsichtlich der Intensität und der Dauer der Reizwirkung, sowie hinsichtlich des zeitlichen Verlaufs und der Ausgiebigkeit der Reaktion keine durchgreifenden Unterschiede zwischen den in ihrem Empfindungsvermögen sich Mimosa oder den Ranken anschließenden Pflanzen bestehen. Es gilt gleiches naturgemäß für andere Eigenthümlichkeiten, welche im Zusammenhang mit den oben bezeichneten, durch Bindeglieder verknüpften Unterschieden stehen. Ich unterlasse deshalb hier einen Vergleich der Differenzen einzelner Reizbewegungen und begnüge mich mit dem Hinweis auf einige Besonderheiten.

Zu solchen Besonderheiten gehört es u. a., dass Mimosa erst nach Wiederausbreitung der Blätter für einen neuen Reiz empfänglich ist, während auf einen solchen Ranken ebenso, wie schon bemerkt, die Blätter von Oxalis acetosella sowohl in der fortschreitenden als in der rückgängigen

1) Proceedings of the Royal Society of London 1877, Bd. 25, p. 411.

Reizbewegung reagiren. Es wird eben in den letztgenanten Pflanzen in Folge einer Reizung nicht die ganze mögliche Bewegungsamplitude ausgenutzt, wie in Mimosa pudica. Bei Mimosa können sich natürlich die bis zum möglichen Maximum eingekrümmten Blattgelenke nicht weiter bewegen, und da die ganze Aktionsfähigkeit ausgelöst wird, bedarf es gewisser Zeit, ehe die Reizempfänglichkeit wiederkehrt, welche sich in den Staubfäden der Cynareen im allgemeinen schneller wieder herstellt, als in den Blattgelenken von Mimosa pudica[1].

Ist auch für Ranken ununterbrochene Reizbarkeit eine Bedingung, um Stützen so lange umklammert zu halten, bis die Krümmung durch Wachsthum unwiederruflich fixirt ist, so besteht doch eine gewisse Accommodation an einen Reiz sowohl in Ranken (p. 507), als in den Drüsenhaaren von Drosera (p. 514) und eine solche Accommodation an Reiz scheint allgemein zu sein, sowohl in den auf Kontaktreiz, als auf Stoßreiz reagirenden Pflanzen. Wenigstens sah ich bei fortgesetzter gleichmäßiger Erschütterung die Blättchen von Oxalis acetosella theilweise die anfänglich erreichte Reizkrümmung wieder ausgleichen, obgleich Reizbarkeit fortbestand. Aber auch bei Mimosa pudica, deren Blätter während der rückgängigen Bewegung unempfindlich sind, lässt sich die Accommodation mit Hülfe schwacher Induktionsschläge konstatiren. Leitet man solche, die eben ausreichend sind, um beim Beginn Mimosa zu reizen, fortdauernd durch das Blattgelenk dieser Pflanze, so wird dieses einige Zeit nach Erhebung des Blattes sowohl durch einen mechanischen Stoß, als durch plötzliche Verstärkung des Induktionsstromes gereizt. — Auch die Wimpern von Chlamydomonas scheinen sich an fortdauernde Stöße zu gewöhnen[2].

Bei schon bestehendem Reizzustand bedarf es natürlich immer eines Reizzuwachses, um eine erneute Bewegung hervorzurufen. Wie bei den Ranken (vgl. p. 508) scheint auch in Mimosa mit gesteigertem Reize die Empfindlichkeit verringert, d. h. erst durch einen absolut größeren Reizzuwachs eine Reaktion erzielt zu werden. Welches Verhältnis hier zwischen Reiz und einem zur Reaktion führenden Reizzuwachs besteht, habe ich zwar nicht untersucht[3], doch ist es am Platze, eines mit dieser Frage zusammenhängenden Verhaltens von Mimosa zu gedenken. Die Blätter dieser Pflanze werden nämlich gänzlich unempfindlich, wenn fortwährend Stöße genügender Intensität gegen das Gelenk wirken, und eben dieses wird, wie mich neuere Untersuchungen lehrten, auch durch stärkere Induktionsschläge erreicht, während bei Fortdauer schwächerer Schläge, wie schon Hofmeister fand, die Reizbarkeit gegen Stoß und gesteigerte elektrische Entladung in

1) Vgl. Pfeffer, Physiologie II, p. 229.
2) Pfeffer, in Unters. a. d. botan. Institut in Tübingen 1884, p. 445.
3) Vgl. Pfeffer, l. c. p. 407.

den in ihre Gleichgewichtslage zurückgekehrten Blättern sich wieder einstellen kann[1]). Hiernach kann ein analoges Verhalten bei mechanischer Erschütterung nicht zweifelhaft sein und die widersprechenden Beobachtungen, welche bei fortgesetzter mechanischer Reizung entweder Wiederkehr oder Ausbleiben der Reizbarkeit konstatirten, finden ihre naturgemäße Erklärung. Immerhin bleibt es noch unentschieden, ob diese Unempfindlichkeit im gesteigerten Reizzustand daher rührt, dass ein zur Auslösung genügender Reizzuwachs ohne Schädigung der Pflanze nicht mehr möglich ist, oder ob zugleich durch besondere Wirkungen eine Herabdrückung oder Sistirung der Empfindlichkeit eintritt, welche letztere bekanntlich durch verschiedene Einflüsse aufgehoben werden kann.

Andere Besonderheiten, welche für die Charakterisirung des Empfindungsvermögens ohne Belang sind, übergehe ich hier, ebenso die mechanische Vermittlung der Bewegung, hinsichtlich deren ich nichts Wesentliches dem an anderer Stelle Gesagten hinzufügen kann[2]). An dieser Stelle ist auch schon hervorgehoben, dass im allgemeinen Ausgleichung elastischer Spannungen für Ausführung besonders schnell verlaufender Bewegung geeigneter ist, als Wachsthum, das übrigens auch in den auf Stoßreiz erfolgenden Bewegungen mitwirkend sein kann.

Zurückkommen müssen wir nochmals auf die Unempfindlichkeit gegen statischen Druck, welche für Ranken und Drüsenhaare erwiesen ist, für die auf Stoßreiz reagirenden Pflanzen indess noch nicht weiter besprochen wurde. Für die letztgenannten Pflanzen ergiebt sich solche Unempfindlichkeit gegen statischen Druck schon daraus, dass auf Mimosa, Oxalis u. s. w. wohl allgemeine Erschütterung als Reiz wirkt, nicht aber der Druck, welcher vermöge des Gewichtes der Blätter auf den Gelenken lastet. Außerdem habe ich diese Unempfindlichkeit gegen selbst hohen statischen Druck durch Versuche mit Mimosa pudica festgestellt.

In diesen Versuchen wurde gegen die reizbare Unterseite des Stengel und Blattstiel verbindenden Gelenks von Mimosa pudica ein Stückchen aus ziemlich dünnem Messingdrath angepresst. Zu diesem Zwecke stand dieses Häkchen mit einem Seidenfaden in Verbindung, welcher über eine Rolle geführt war und mit einem, zur Aufnahme von Gewichten dienenden Wagschälchen endete. Stellt man die Rolle in entsprechender Höhe über

1) Näheres über diesen Gegenstand in meinen Physiolog. Untersuchungen 1873, p. 56, wo auch die Literatur angegeben ist. — Übrigens ist bei einer gewissen Stärke und zeitlichen Folge der Induktionsschläge auch zu erreichen, dass die Blätter von Mimosa pudica, einige Zeit nachdem sie sich erhoben haben, immer wieder eine neue Reizbewegung ausführen. Es ergiebt sich dieses als Folge der erst nach der Erhebung wiederkehrenden Reizbarkeit. Es liegt hier zugleich ein Beispiel vor, wie, trotz Konstanz des äußeren Agens, eine periodische Bewegung erzielt wird.

2) Vgl. meine Physiologie II, p. 227.

dem Gelenk und rückwärts von diesem auf, so ist es leicht, den Druck derart gegen das Gelenk zu richten, dass beim Anspannen des Häkchens dieses nicht von dem Gelenk abgleitet. Um solches Abgleiten bei stärkerer Belastung des Wagschälchens zu vermeiden, wurde der Blattstiel durch ein angehängtes Gewicht so weit beschwert, als nöthig war, um einer zu weitgehenden Erhebung vorzubeugen.

War seit der Zusammenstellung des Versuches, bei der natürlich eine Reizung eintrat, eine genügende Zeit verstrichen, so wurde immer eine Reizbewegung ausgelöst, wenn das Gelenk mit einer Nadel berührt oder der von dem Häkchen ausgeübte Druck plötzlich gesteigert wurde, indem man ein weiteres Gewicht auf die Wagschale fallen ließ. Dieses Resultat trat immer ein, mochte die Wagschale mit 15, 30 oder 45 g beschwert sein, in welchem letzteren Falle das Häkchen, da die Kontaktfläche geringe Ausdehnung hatte, einen auf die Flächeneinheit bezogenen hohen statischen Druck ausübte. Die mit der steigenden Belastung erhebliche Verringerung der Amplitude der Reizbewegung ist eine nothwendige Folge davon, dass mit Zunahme des zu hebenden Gewichtes das Blatt für gleich große Senkung eine größere Arbeit zu leisten hat.

Da die Reizung von einer gewissen Intensität der Stoßwirkung abhängig ist, kann eine genügend langsame Drucksteigerung keine Auslösung veranlassen. Diese Voraussetzung wurde durch Versuche bestätigt, in welchen an die Stelle der Wagschale ein kurzes, leichtes Reagensrohr gebracht war, in das Wasser mit Hülfe einer Kapillare floss. In dieser Weise wurde die Belastung, resp. der Druck gegen das Gelenk von Mimosa um 30 g gesteigert, ohne dass eine Reizbewegung erfolgte.

Ebenso wirkt wohl eine genügende Schwankung der Stromstärke (Stromdichte) als Reiz, nicht aber ein konstanter elektrischer Strom, der also bei genügend allmählicher Steigerung der Stärke eine Reizbewegung nicht auslöst.

Ohne hier allgemein die Bedingungen für Reizung behandeln zu wollen, dürften doch einige Bemerkungen am Platze sein, aus denen auch hervorgeht, dass eine Reizung durch statischen Druck keineswegs eine Unmöglichkeit ist.

Eine Reizung erfordert natürlich immer eine Störung des bisherigen Gleichgewichtszustandes, und insofern es sich um äußere Reize handelt, tritt solche Störung, in Abhängigkeit von dem Angriff äußerer Agentien, nach Maßgabe der specifischen Empfindlichkeit des Organismus ein[1]). Die ausgelöste Aktion besteht dann entweder in einer, trotz Fortdauer des Reizes, rückgängig werdenden Bewegung, wie es bei Mimosa theilweise zutrifft, oder in dem Übergang in eine neue Gleichgewichtslage, die so lange besteht, als der Reiz wirksam ist, und mit der Intensität dieses sich ändert.

---

1) Vgl. Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut in Tübingen 1884, p. 471.

Da aber mit Sistirung des Reizes der frühere Zustand wieder erreicht wird[1]), muss dem Streben nach diesem durch die Erfolge des Reizes entgegengearbeitet werden und, da in letzter Instanz alles auf molekulare Umlagerungen und Bewegungszustände hinausläuft, ist eine neue Gleichgewichtslage im Reizzustand nur möglich, indem der Reiz fortdauernd in der Pflanze bestimmte Bewegungszustände erzeugt und unterhält[2]). Insofern solche in der Pflanze entstehen, ist eine Reizung erzielbar, mag nun das äußere Agens in Form von Oscillationen auf die sensitiven Theile wirken, oder in diesen erst die entscheidenden Bewegungen veranlassen. Ersteres ist der Fall beim Stoße und beim Angriff der von uns als Licht wahrgenommenen Wellenbewegungen des Äthers, während die Schwerkraft in der geotropischen Auslösung nur indirekt molekulare Bewegungen im Innern der Pflanze erzeugt und unterhält. Wie dieses statisch wirkende äußere Agens, wird natürlich auch ein statischer Druck einen Reiz zu erzielen befähigt sein. In der That kommt solches wohl ohne Zweifel in der Pflanze vor, doch unterlasse ich hier die bezüglichen Fälle zu diskutiren, welche noch näherer Aufhellung bedürftig sind.

9. Anatomische Bemerkungen über Ranken.

Da die specifische Reizbarkeit in unbekannten Eigenschaften des Protoplasmaorganismus wurzelt, lässt sich nicht sagen, warum die hier behandelten Pflanzen gegen mechanische Anstöße und noch dazu in specifisch verschiedener Weise empfindlich sind. Konnte eine Antwort auf diese Frage von einer anatomischen Untersuchung nicht erwartet werden, so musste doch diese darüber entscheiden, ob etwa bis an die Außenfläche der äußern Epidermiswand reichende Protoplasmafortsätze den Stoß direkt percipiren oder ob dieser durch die Zellwandung fortgepflanzt werden muss um auf das Protoplasma reizend zu wirken. Letzteres ist in der That der Fall, denn bis an die Außenfläche der Epidermiswand reichende Fortsätze des Protoplasmas waren in keiner Weise zu erkennen, auch nicht mit Hülfe der Methoden, welche in den Ranken auf's schönste die äußerst zarten Protoplasmafäden wahrnehmen ließen, welche, die Zellwand durchsetzend, die Protoplasmakörper benachbarter Zellen mit einander verbinden.

Eine direkte Berührung des Protoplasmas kann nicht als Bedingung für Reizbarkeit gefordert werden, da eine Kompression auch durch die Zellwandung hindurch fortgepflanzt wird und z. B. in uns vermöge der Fort-

---

1) Ich sehe hier natürlich von besonderen Vorgängen ab, wie von der Accommodation bei Fortdauer des Reizes, von der Fixirung der Reizlage durch Wachsthum u.s.w.

2) Lotze (Medicinische Psychologie 1852, p. 199) hat mit Rücksicht auf Sinnesreize zuerst ausgesprochen, dass die äußeren Sinnesreize, um wirksam zu werden, Oscillationen der Theilchen in den sensiblen Organen erzeugen müssen.

pflanzung des Druckes durch überdeckende Hautschichten die Tastkörper gereizt werden. Ist nun selbstverständlich die Reizbarkeit in erster Linie von der specifischen Empfindlichkeit der sensiblen Theile abhängig, so wird doch die Reizbarkeit durch verschiedene Umstände beeinflusst und u. a. im allgemeinen begünstigt werden durch erleichterte Übermittlung der gegen die Epidermis ausgeübten Kompression zum sensiblen Protoplasma. In diesem begünstigenden Sinne kommen offenbar von Protoplasma ausgefüllte tüpfelartige Bildungen in der Epidermiswand[1]) in Betracht, welche die Ranken mancher Pflanzen bieten, die aber, weil sie in andern Ranken fehlen, nicht allgemein nothwendig zur Perception des Reizes sind.

Die nebenstehende Figur zeigt in den Epidermiszellen der Ranke von Cucumis sativus solche Tüpfel, die sich in Einzahl oder auch zu mehreren in einer Zelle finden und bei genügender Vergrößerung sowohl an Schnitten aus frischem als aus Alkohol-Material direkt wahrzunehmen sind. Ein solcher Tüpfel ist an seinem Ende schüsselförmig erweitert und bietet somit eine flächenförmige Ausbreitung des reizempfänglichen Protoplasmas, welche in verschiedener Entfernung von der Cuticula liegt, diese übrigens in den von mir beobachteten Fällen nie ganz erreichte.

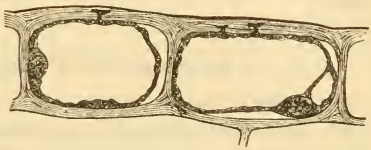


Fig. 1. Längsschnitt aus der reizempfänglichen Flanke der Ranke von Cucumis sativus. Alkoholmaterial.

Derartige Tüpfel finden sich auch in der Epidermis der Ranken von Bryonia dioica und Sicyos angulatus. Während aber bei Cucumis sativus diese Tüpfel auf die reizempfängliche Flanke beschränkt sind, finden sie sich bei Bryonia auch in der unempfindlichen Flanke der Ranke, wenigstens im oberen Theil dieser, denn in der basalen nicht reizbaren Partie der Ranke sind sowohl bei Bryonia als Cucumis die Tüpfel gar nicht oder nur andeutungsweise vorhanden.

Dass aber die Reizbarkeit nicht an solche, etwa in der Funktion den Tastkörpern vergleichbare Fortsätze gekettet ist, lehren die Ranken von Passiflora gracilis und caerulea, sowie von Cobaea scandens und Vitis vinifera, welche derartige Tüpfelbildungen in der Außenwand der Epidermiszellen gar nicht aufzuweisen haben. Dabei zählt Passiflora gracilis zu den empfindlichsten Ranken und ist viel sensibler als die Ranke von Cucumis sativus. Immerhin werden diese Tüpfel, da wo sie vorhanden, voraussichtlich die Perception des Reizes erleichtern, und auf diese Fortsätze muss ja eine durch Kompression erzielte lokale Deformation der Zellhaut in hervorragender Weise einwirken.

---

1) Über Poren in Außenwänden von Epidermiszellen vgl. Ambronn, Jahrb. f. wiss. Bot. 1884, Bd. 14, p. 82.

Da die Dicke der Epidermiswand doch keine genügende Erklärung der größeren oder geringeren Reizbarkeit geben kann, beschränke ich mich auf die Bemerkung, dass die Dicke der Außenwand der Epidermis, sowohl in der reizbaren als unempfindlichen Flanke, ungefähr betrug bei Bryonia dioica (Topfpflanze) und Passiflora gracilis 20—30 Mikromillimeter, bei Cucumis sativus 30—40 Mikromillimeter. Ein Eingehen auf weitere anatomische Verhältnisse, die ohne Belang für unsere Fragen sind, ist nicht geboten und so mag nur beiläufig noch erwähnt sein, dass die Ranke von Passiflora caerulea beiderseitig, die Ranke von Sicyos angulatus und Bryonia dioica nur auf der unempfindlichen Seite einige zerstreute Spaltöffnungen besitzt.

10. Bemerkungen über Fortpflanzung des Reizes.

Die Verbindung der Protoplasmakörper benachbarter Zellen, welche durch neuere Untersuchungen als allgemein verbreitet im Pflanzenreich nachgewiesen wurde, ist auch in den Ranken aufs schönste zu erkennen, wenn nach der von Russow und Gardiner angewandten Methode frische Schnitte mit Jodlösung, darauf mit Schwefelsäure und endlich mit Anilinblau behandelt werden. In den so gewonnenen Präparaten ist auch intercellulares Protoplasma aufs schönste zu erkennen, das nach den Erfahrungen jüngster Zeit bekanntlich sich allgemeinerer Verbreitung erfreut.

Die Frage, ob die Fortpflanzung des Reizes in den hier behandelten Pflanzen durch diese Protoplasmafäden oder auf andere Weise von Zelle zu Zelle übermittelt wird, vermag ich nicht allseitig zu beantworten. Ich beschränke mich deshalb, unter Verweisung auf das diesen Gegenstand behandelnde Kapitel in meiner Physiologie [1]), auf einige Bemerkungen.

Bei Mimosa pudica sichert schon die von einer gereizten und in Bewegung gesetzten Zelle ausgehende Zerrung die Fortpflanzung des Reizes auf alle sensitiven Zellen des Gelenkes. Dagegen muss die Fortpflanzung des Reizes von Gelenk zu Gelenk und von Blatt zu Blatt, sowie es bis dahin angenommen ist, dadurch vermittelt werden, dass durch die im Gefäßbündel schnell fortgepflanzte Wasserbewegung eine Auslösung in den sensitiven Gelenken erzielt wird. Denn würde dieser Reiz durch die Protoplasmaverbindungen fortgepflanzt, so müsste schon das Einschneiden in das Parenchym des Blattstieles oder des Stengels eine Reizung der Gelenke erzielen, die thatsächlich erst eintritt, wenn das Messer das Gefäßbündel erreicht und unter diesen Umständen auch nur dann einen weitergehenden Erfolg hat, wenn ein Wassertröpfchen aus der

1) Die Literatur ist in einem Referate über die bezüglichen Arbeiten zusammengestellt von Klebs in Bot. Ztg. 1884, p. 443. Ferner Russow, Auskleidung d. Intercellularen 1884. (Separatabz. aus Sitzungsb. d. Dorpater Naturf. Ges.).

2) Bd. II, p. 251.

Wundstelle hervorschießt, eine Wasserbewegung in der Pflanze also erzielt wird. Unterbleibt solches, so wird eine Reizung der Gelenke gar nicht oder doch nur in den nahe benachbarten Gelenken erzielt, obgleich der Wasservorrath der Pflanze noch derart sein kann, dass durch direkte Berührung das Gelenk leicht gereizt wird. Gestattet aber der Turgor eine noch ansehnliche Empfindlichkeit der Zellen des Gelenkes, so könnte auch eine Reizfortpflanzung durch die Protoplasmaverbindungen nicht sistirt sein. Gegen eine solche Reizfortpflanzung sprechen ferner noch die bei lokaler Chloroformirung erhaltenen Resultate. Denn da die Gelenke durch Chloroform unempfindlich werden, Einschneiden in eine chloroformirte Stengelzone, sobald die Pflanze genügenden Wasservorrath hat, als Reiz auf benachbarte und entferntere Gelenke wirkt, kann solche Reizung nicht vom Vorhandensein sensibler Zellen im Stengel herrühren. Endlich wird auch der Reiz über chloroformirte Gelenke und Blattstielzonen fortgepflanzt.

Eine Reizfortpflanzung auf weitere Strecken, wie sie in Mimosa unzweifelhaft durch Wasserbewegung erzielt wird, kommt keineswegs allen auf Stoßreiz reagirenden Pflanzen zu. So bleibt bei Centaurea und Berberis die Reizung auf den direkt berührten Staubfaden beschränkt und Einschnitte in das der Insertion des Staubgefäßes benachbarte Gewebe rufen in diesem keine Reizbewegung hervor. Ähnlich verhält es sich auch mit den Narben von Mimulus luteus und den Blattgelenken von Oxalis acetosella, sowie mit den Ranken von Sicyos und anderen Pflanzen.

In den auf Beugung und Zerrung reagirenden Pflanzen ist die Ausbreitung des Reizes über die ganze Bewegungszone schon als Folge der Zerrungen verständlich, welche die nach Kontraktion strebenden Zellen auf anstoßende Zellen ausüben. Diese Ursache der Reizfortpflanzung fällt aber für Ranken und für Drüsenhaare von Drosera weg, da diese Objekte auf allgemeine Erschütterungen nicht reagiren, wenn solche ohne Herstellung der spezifischen Reizbedingungen dieser Pflanze einwirken. In diesen Pflanzen muss also auf andere Weise der Reiz fortgepflanzt werden, welcher in den Ranken, wie früher (p. 509) bemerkt, nur bis auf mäßige Entfernung von der Kontaktstelle sich erstreckt und in Drosera von dem allein sensiblen Drüsenköpfchen ausgeht, um die basale Partie des Haares und eventuell, durch Fortpflanzung des Reizes in der Lamina, andere Haare des Blattes zur Bewegung anzuregen [1]).

In den Ranken kann, wie aus früheren Mittheilungen zu ersehen, die Reizfortpflanzung nicht durch eine Wasserbewegung verursacht werden, welche auch in den Drüsenhaaren von Drosera, aus verschiedenen Gründen, die hier wohl übergangen werden dürfen, die Leitung des Reizes nicht besorgen kann. Ob diese Reizfortpflanzung von Zelle zu Zelle durch Protoplasmaverbindungen vermittelt wird, muss zwar wahrscheinlich

1) Über Drosera vgl. Pfeffer, Physiol., Bd. II, p. 253 und die dort citirte Literatur.

dünken, lässt sich aber nicht als eine Nothwendigkeit a priori hinstellen. Denn da die durch einen äußerst sanften Stoß erzielte Bewegung in der Epidermiswand durch diese hindurch dem Protoplasmakörper übermittelt wird, kann es nicht als unmöglich bezeichnet werden, dass der mit dem Reiz erzielte besondere Bewegungszustand durch an sich viel dünnere Wandungen hindurch in benachbarte Zellen übermittelt wird. Außer dieser mechanischen Übertragung wäre endlich auch eine Fortpflanzung des Reizes durch den materiellen Übergang von Stoffen möglich, deren diosmotische Verbreitung von der in einer Zelle ausgelösten Reizung abhängt.

Aus diesen kurzen Andeutungen, auf die ich mich hier beschränke, ist wenigstens so viel zu entnehmen, dass nicht jede Reizfortpflanzung in derselben Weise vermittelt werden muss. Dieses ist in allen Fällen zu erwägen, in denen Reizfortpflanzung in Betracht kommt, die u. a. auch eine zweifellos sehr ausgedehnte Rolle in den mannigfachen Wechselwirkungen spielt, durch welche ein harmonisches Zusammenarbeiten der Bürger des Zellenstaates und der Organe einer Pflanze im Stoffwechsel und Kraftwechsel veranlasst wird, ein Gebiet, das, so wichtig es ist, doch den Kinderschuhen noch nicht entwachsen ist [1]). Sicher werden in diesen, wie in anderen Fällen, öfters die Protoplasmaverbindungen der Zellen, gleichsam wie Nerven in höheren Thieren, die Bahnen des Reizes sein, der bestimmte Aktionen in benachbarten Zellen auslöst, und unmöglich ist es nicht, dass verschiedene Protoplasmafäden der Übermittlung verschiedener Reize dienstbar sind, doch werden auch gewiss manche Reize durch diosmotisch übertretende Stoffe übermittelt und vielleicht auch, dadurch dass die Zellwand in Schwingungen geräth, welche in anstoßenden Protoplasmakörpern ein Mittönen erzielen, das zur Reizung führt. So lange es sich nicht nur darum dreht, potentielle Fähigkeiten der Zelle in Aktion zu setzen, ist eine durch die Umgebung veranlasste Reizfortpflanzung in mannigfacherer Form möglich, als dann, wenn es sich um Übertragung neuer und erblicher Eigenschaften handelt. In diesem Falle werden wir im allgemeinen den scharfsinnigen Erwägungen Nägeli's [2]) zustimmen und einen Übertritt lebendiger Protoplasmamasse als nothwendig erachten müssen.

11. Über Beeinflussung der Wurzelhaarbildung in den Brutknospen von Marchantia.

Aus früheren Untersuchungen zog ich den Schluss [3]), in den Brutknospen von Marchantia polymorpha werde die Produktion von Wurzel-

1) Vgl. u. a. Pfeffer, Physiologie, Bd. I, p. 310.
2) Theorie d. Abstammungslehre 1884, p. 56.
3) Arbeit a. d. bot. Institut in Würzburg 1871, Bd. I, p. 77.

haaren durch einen Kontaktreiz veranlasst. Diese Schlussfolgerung ist aber irrig und, wie die folgenden Mittheilungen zeigen sollen, dadurch entstanden, dass auf Kontaktreiz geschoben wurde, was in Wirklichkeit die Folge eines anderen, für das Erscheinen der Wurzelhaare mitbestimmenden Faktors ist.

Unter Verweisung auf meine frühere Arbeit genügt es hier daran zu erinnern, dass in den Brutknospen von Marchantia bestimmte, durch ihren Chlorophyllmangel ausgezeichnete Zellen das Bestreben haben, zu Haaren auszuwachsen, wenn die allgemeinen Entwickelungsbedingungen geboten sind. In Folge dieses Strebens entwickeln beide anatomisch und physiologisch gleichwerthige Seiten der Brutknospen Wurzelhaare, doch können äußere Verhältnisse veranlassen, dass die Haare nur auf einer Seite oder wenigstens vorwiegend auf einer Seite zum Vorschein kommen. So fördert die Schwerkraft die Produktion der Haare auf der erdwärts gewandten Fläche der Brutknospen; bei einseitiger Beleuchtung ist auf der beschatteten Seite die Entstehung der Haare begünstigt, und endlich ist trockene Luft dem Erscheinen der Haare hinderlich, die in genügend feuchte Luft hinein aufs schönste wachsen. Aus diesem Einfluss der Luftfeuchtigkeit erklärt sich das Resultat der Versuche, aus denen ich in einer physiologischen Erstlingsarbeit eine Reizung durch Kontakt glaubte entnehmen zu können.

Zunächst muss ich hier bemerken, dass hinsichtlich der Produktion der Wurzelhaare die Brutknospen in weit höherem Grade individuelle Unterschiede bieten, als ich in meinen ersten Untersuchungen kennen lernte. In diesen kamen mir nur Brutknospen unter die Hand, welche wenn sie in Wasser untergetaucht waren und ihre Oberseite durch diffuses Licht relativ stärker beleuchtet war, auf der Oberseite gar keine oder nur vereinzelte Haare erzeugten. Neben solchen Brutknospen begegneten mir in den Versuchen jüngerer Zeit auch solche, in denen die Oberseite fast so reichlich als die Unterseite Haare bildete. Von äußeren Bedingungen hingen diese Unterschiede nicht ab, denn diese boten gleichzeitig und unter ganz gleichen Verhältnissen angestellte Kulturen, ja in demselben Wasserschälchen stellten sich die bezeichneten individuellen Differenzen ein, als ein Gemisch von Brutknospen verschiedenen Ursprungs benutzt wurde. Zu gleichem Resultate führten auch Versuche, in denen die Brutknospen auf die Oberfläche von nassem Papier oder von Wasser gesäet waren; in die dampfgesättigte Luft, also der Schwerkraft entgegen, wuchsen aus den einen Brutknospen gar keine, aus den anderen Brutknospen reichlich Wurzelhaare. Indem ich diese Thatsache konstatire, lasse ich dahin gestellt, wodurch diese Unterschiede bedingt sind, die schon Brutknospen aus demselben Körbchen, doch gewöhnlich nicht in so extremer Weise, boten, wie Brutknospen verschiedener Pflanzen oder aus verschiedenen Körbchen derselben Pflanze. Vielleicht spielen die vorausgegangenen Entwicklungsbedingungen eine Rolle, sicher wenigstens ist, dass in manchen

Kulturen von Marchantia viel reichlicher diejenigen Brutknospen vorhanden waren, welche der Richtung der Schwerkraft entgegen Wurzelhaare reichlich bildeten. Mit Rücksicht auf diese individuellen Differenzen ist in jeder vergleichenden Versuchsreihe stets gleichwerthiges Material benutzt, sei es dass die Brutknospen eines Bechers verwandt oder dass, wie es gewöhnlich der Fall war, die Proben aus einem sorgfältig hergestellten Gemisch der aus verschiedenen Bechern entstammenden Brutknospen entnommen wurden.

Durch Schwerkraft wird die Produktion von Wurzelhaaren derart beeinflusst, dass die Bildung dieser auf der erdwärts gewandten Seite gefördert, auf der zenithwärts gewandten gehemmt ist. Dieser Erfolg ist meist sehr augenfällig und selbst dann zu bemerken, wenn die zenithwärts gewandte Fläche relativ reichlich Wurzelhaare bildet, die übrigens oft auf der zenithwärts gewandten Seite der Brutknospe ganz fehlen. Auf diese Reizwirkung der Schwerkraft, welche schon in früheren Versuchen erwiesen wurde und auch aus den hier mitgetheilten Experimenten wieder hervorgeht, brauche ich nicht weiter einzugehen, während ich einige Worte über den Einfluss des Lichtes sagen muss. Ich sehe hier davon ab, dass Licht eine allgemeine Bedingung für Entwicklung der Wurzelhaare ist, und habe nur den Effekt einseitiger Beleuchtung im Auge.

Bei meinen früheren Versuchen genügte mir zunächst die allgemeine Entscheidung, dass einseitige Beleuchtung, bei mäßigem Licht, die Wurzelhaarbildung nicht unterdrückt. Ob diese in etwas beeinflusst wird, suchte ich nicht durch vergleichende Zählung der gebildeten Wurzelhaare zu ermitteln und ebenso unterblieb die Prüfung, ob mit gesteigerter einseitiger Beleuchtung ein Einfluss auf die Produktion der Wurzelhaare hervortritt.

Thatsächlich wirkt, wie Zimmermann[1]) später nachwies und wie ich bestätigen kann, die einseitige Beleuchtung hemmend auf Produktion der Wurzelhaare. Wandte ich Brutknospen an, welche bei möglichst gleichmäßiger Beleuchtung submers oder auf Wasser schwimmend fast alle nur Haare auf der Unterseite bildeten, so konnte ich es, indem ich mit Hülfe eines Spiegels während eines guten Theiles des Tages Sonnenlicht von unten wirken ließ, dahin bringen, dass die Wurzelhaare spärlicher auf der Unterseite, dagegen in ziemlicher Zahl auf der Oberseite erschienen. Es gilt dieses sowohl für die submersen, als auch für die auf dem Wasser schwimmenden Brutknospen, welche sich in Krystallisirschalen befanden, die von oben mit einem übergreifenden, bis fast zum Boden der Schale reichenden schwarzen Deckel geschlossen waren. Ließ ich bei gleicher Zusammenstellung nur diffuses Licht von unten zutreten, indem ich die Krystallisirschale etwa 70 cm hoch über dem Fenstertisch, ohne Anwendung eines Spiegels und mit Vermeidung direkter Sonne aufstellen, so entwickelten sich fast nur auf der Unter-

1) Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1882, Bd. 2, p. 666.

seite Wurzelhaare. In diesem Falle war nach dem allgemeinen Eindruck kein Unterschied bemerklich im Vergleiche mit den Brutknospen gleicher Qualität, welche bei allseitig gleichartiger Beleuchtung (d. h. in einer Krystallisirschale, die, auf einen Spiegel gestellt, sich in diffusem Licht befand) Wurzelhaare producirt hatten.

Um Missverständnissen vorzubeugen, bemerke ich, dass ich hier, wie in anderen Fällen, keine vergleichende Zählung der Wurzelhaare vornahm, sondern nach dem Eindruck urtheilte, welcher sich dem Auge direkt oder bei Verwendung schwacher Lupenvergrößerung bot, nachdem die Haare eine genügende Länge für solche Beobachtung erreicht hatten. Ich habe also nicht, außer wenn ich es ausdrücklich hervorhebe, den nur mikroskopisch sichtbaren Beginn des Auswachsens der Wurzelhaare im Auge.

Die oben bezeichnete retardirende Lichtwirkung ist auch zu bemerken, wenn die mit der Oberseite einem festen Substrate aufliegenden Brutknospen auf der erdwärts schauenden Fläche genügend stark beleuchtet werden. Die in derartigen Versuchen nöthigen Vorsichtsmaßregeln ergeben sich aus der nachfolgenden Besprechung der Experimente, welche angestellt wurden, um zu entscheiden, ob Kontakt Einfluss auf die Produktion von Wurzelhaaren habe.

Wie schon bemerkt, übt die Berührung mit einem festen Körper eine die Produktion der Wurzelhaare beeinflussende Reizwirkung nicht aus und das Resultat der Versuche, welche auf solche Reizwirkung früher schließen ließen, entstand dadurch, dass das Wachsthum der Haare in dampfgesättigter Luft ausgezeichnet von statten geht, in trockner Luft aber stark gehemmt ist. Bei solcher einseitigen Entwicklungshemmung der Haare sucht der mit den Entwicklungsbedingungen erzeugte Bildungstrieb nach der anderen Seite der Brutknospe hin Wurzelhaare hervorzutreiben, die nun auf dieser, in Folge solcher Korrelation, entgegen einer gewissen Hemmung und also selbst dann entstehen, wenn sie bei gleicher Begünstigung beider Brutknospenseiten nicht aufgetreten wären. Hieraus erklärt sich auch, warum die Haare auf der zenithwärts gewandten, einem festen Substrat anliegenden Seite der Brutknospen, entgegen der hemmenden Wirkung der Schwerkraft entstehen, sobald die freie erdwärts gewandte Seite von Luft umspült wird, deren mangelhafte Dampfsättigung einen hemmenden Einfluss auf das Wachsthum ausübt.

Je nach dieser Hemmung werden Wurzelhaare auf der freien Unterseite reichlicher oder spärlicher entstehen als auf der Oberseite, welche letztere, trotz des Kontaktes mit einem festen Substrate, sobald die Kultur sich in völlig dampfgesättigter Luft befindet, nicht mehr Wurzelhaare erzeugt als Brutknospen, die in Wasser untergetaucht oder auf Wasser schwimmend gehalten wurden, wobei im letzteren Falle natürlich für Dampfsättigung der überstehenden Luft zu sorgen ist.

Beachtet man nur die für das freie Auge wahrnehmbaren Wurzelhaare, so entsprechen die experimentellen Erfahrungen obigen Erörterungen, nicht aber, wenn man den mikroskopisch wahrnehmbaren Beginn des Hervorwachsens ins Auge fasst. Auf diesen Beginn hat trockene Luft weniger Einfluss und deshalb beginnt die Haarentwicklung auf der freien Unterseite der Brutknospen in ähnlicher Weise, mag diese an feuchte oder an trockne Luft stoßen. In letzterem Falle ist aber die Fortentwicklung dieser Haaranfänge um so mehr gehemmt, je weniger Wasserdampf in der Luft geboten ist[1]), und mit dieser Hemmung wird auf der zenithwärts gewandten Fläche das Auswachsen der Haare gefördert, welche hier, indem sie in das nasse Substrat eintreten, die Bedingungen für ihr weiteres Wachsthum finden.

Meine Versuche wurden, wie die früheren, zum Theil in Feuchtkammern ausgeführt, welche aus zwei Glasplatten bestanden, zwischen welche ein Rahmen aus Pappdeckel gelegt war. In dem freien Raume innerhalb dieses wurden die Brutknospen ausgesäet, entweder direkt auf Fließpapier, das einer der Glasplatten anlag, oder auf nassen plastischen Thon, welcher über das Fließpapier ausgebreitet war. In den auf Kontaktreiz bezüglichen Versuchen wurden die Kulturen der Regel nach in diffusem Licht gehalten. Lag die zenithwärts schauende Fläche dem Substrate an, so waren die Kammern entweder $^3/_4$—1 m hoch auf einen Drahtrahmen oberhalb des Fensterbrettes oder 20—40 cm hoch über einem Spiegel aufgestellt. War hierbei die obere Glasscheibe nicht durch aufgelegtes schwarzes Papier verdunkelt, so gelangte auch von oben ziemlich viel Licht zu den Brutknospen, insbesondere dann, wenn diese auf eine einfache Lage Fließpapier ausgesäet waren. Wurde dabei eine Hälfte einer solchen Kammer von oben verdunkelt, so waren die eine Hälfte der Brutknospen verhältnismäßig stärker einseitig beleuchtet, als die in der anderen unverdunkelten Hälfte der Kammer befindlichen. Da unter solchen Umständen dem Gesammteindruck nach ein auffälliger Unterschied in der Wurzelhaarbildung nicht vorhanden war, so übt also in so gedämpftem Lichte die einseitige Beleuchtung keinen erheblichen Einfluss auf die Wurzelhaarbildung aus. Dagegen wird bei gesteigerter Beleuchtung von unten, z. B. indem man das durch ein weißes Rouleau gedämpfte Sonnenlicht durch einen Spiegel reflektiren lässt, die Wurzelhaarbildung auf der erdwärts gewandten Fläche in ähnlicher Weise gehemmt, wie in den auf oder in Wasser liegenden Brutknospen. Die Temperatur lag in meinen Versuchen zwischen 19—27° C. und unter diesen Umständen waren nach 24 Stunden die Wurzelhaare schon in merklicher Weise entwickelt, doch wurde das endliche Resultat gewöhnlich erst

1) Da in der Nähe des nassen Substrates die Luft reicher an Wasserdampf ist, gelangen die Haare der Brutknospen mit der Verlängerung in relativ wasserärmere Luftschichten.

nach 2—3 Tagen konstatirt. In dieser Zwischenzeit wurde das Öffnen der feuchten Kammern vermieden, das leicht ein Kollabiren der in Luft gebildeten Wurzelhaare und damit eine Wachsthumshemmung dieser zur Folge hat, welche letztere die Produktion der Wurzelhaare auf der dem nassen Substrat anliegenden Seite begünstigt.

Hält man den Papprahmen und das zur Aussaat dienende Substrat fortwährend nass, so ist die Luft in der Kammer dauernd sehr reich an Wasserdampf, und, wie die Entwicklung zeigt, tritt Sauerstoff auch dann genügend in den Kammerraum, wenn man keinen luftzuführenden Kanal in den Papprahmen geschnitten hat. Liegt unter solchen Kulturbedingungen die zenithwärts schauende Fläche der Brutknospen dem Substrat an, so ist, soweit der Augenschein ein Urtheil gestattet, die Wurzelhaarentwicklung dieselbe, wie an Brutknospen derselben Qualität, welche gleichzeitig unter Wasser oder auf Wasser schwimmend gehalten werden, in welchem letzteren Falle die Glasschale gut bedeckt sein muss, um eine dampfgesättigte Luft über dem Wasserspiegel zu erhalten. Die Haare entwickeln sich in die freie Luft hinein ebenso üppig und oft noch üppiger als in Wasser, während auch nach 2—3 Tagen auf der Zenithseite nur vereinzelte Haare entstehen, sofern die Haarbildung auf letzterer in den benutzten Brutknospen unter dem Einfluss der Schwerkraft so weit eingeschränkt ist.

Anders gestaltete sich aber das Resultat, wenn die Brutknospen mit der Zenithseite nass gehaltenem Fließpapier anlagen, das, ohne Verwendung einer Feuchtkammer, von Luft umspült wurde, welche in meinen Versuchen 50—70 Proc. Feuchtigkeit enthielt. Nach 15 bis 24 Stunden hatte das Hervorwölben der Wurzelhaare wesentlich auf der erdwärts gewandten Fläche begonnen, während auf der zenithwärts gewandten Fläche der Brutknospen die Wurzelhaarbildung nicht oder kaum gefördert war gegenüber den in Wasser gehaltenen Objekten. Während aber in dampfgesättigter Luft die Unterseite der Brutknospen in 2—3 Tagen zahlreiche Haare bis zum dreifachen Durchmesser der Brutknospen entwickelte, waren in dieser Zeit an den in trockener Luft gehaltenen Brutknospen auf der Unterseite Wurzelhaare nur spärlich entstanden, deren Länge selten dem Durchmesser der Brutknospen gleichkam [1]). Dagegen waren nach 2—3 Tagen auf der zenithwärts gewandten Fläche der Brutknospen reichlich Wurzelhaare entstanden, deren Länge und Zahl indess weniger gut abzuschätzen ist, da die in das Papier gedrungenen Haare beim Abheben der Brutknospen zumeist abreißen. Hat man dagegen plastischen Thon als Substrat angewandt, so kann man sich an den abgehobenen Brutknospen besser von der reichlichen Produktion

1) Etwas Ähnliches bieten, wie Vöchting (Organbildung im Pflanzenreich 1878, p. 126) nachwies, die Wurzeln an Stecklingen, deren Entwicklung in Luft beginnt, aber bald stille steht.

der Haare auf der Oberseite überzeugen. Ebenso überzeugt man sich, dass diese Haare ansehnliche Länge erreichen, doch darf man in dieser Hinsicht keinen Vergleich mit der Länge der in feuchter Luft oder in Wasser entwickelten Haare anstellen, da das Substrat jedenfalls mechanisch, vielleicht auch durch Reizwirkung das Längenwachsthum der Haare beeinflusst.

Die Versuche in feuchter Luft führten zu demselben Resultate, mochten die Objekte zitterfrei gehalten oder durch Aufstellen auf den Teller eines Klinostaten mit Ankeruhrwerk dauernd erschüttert worden sein. Die Haarbildung der Brutknospen wird also nicht in einer auffälligen Weise durch den Kontakt eines festen Körpers, resp. durch die von diesem ausgehenden fortgesetzten sanften Stöße beeinflusst.

Liegt der Feuchtigkeitsgehalt der Luft zwischen den behandelten Grenzen, so fällt dem entsprechend das Versuchsergebnis aus und je nach dem Feuchtigkeitsgrade der Luft wird nach 2 oder 3 Tagen die freie Unterseite oder die im Kontakt mit dem Substrate stehende Zenithseite zahlreichere und längere Haare gebildet haben. Solche Ergebnisse kommen in der That zu Tage, wenn man einen Raum für Luftcirculation zwischen Papprahmen und Glasplatte lässt, und hiermit erklärt sich das an sich richtige, aber unrichtig interpretirte Resultat meiner früheren Experimente, in welchen in den Papprahmen, behufs Zuführung der Luft, ein zum Innern der Kammer führender Kanal geschnitten war, der trotz mäßiger Größe offenbar ausreichte, um eine gewisse Minderung des Wasserdampfgehaltes in dem verhältnismäßig kleinen Raum der Feuchtkammer zu erzielen. Ferner öffnete ich in den meisten Versuchen einmal oder einigemal die Feuchtkammer, um nach der Entwicklung der Haare zu sehen, und damit dürfte öfters ein Kollabiren der Haare, also in Folge dessen eine Förderung der Haarbildung auf der zenithwärts gewandten Kontaktseite erzielt worden sein. Diese Faktoren erklären zur Genüge, warum meine früheren Versuche, in denen im allgemeinen nach einem fortgeschrittenen Stadium der Haarentwicklung geurtheilt wurde, auf der zenithwärts gewandten Kontaktfläche der Brutknospen reichlich eine Produktion von Haaren ergaben, obgleich einer solchen der Einfluss der Schwerkraft hemmend entgegen trat. Da auch diese früheren Versuche in diffusem Licht angestellt wurden, dürfte einseitige Beleuchtung keinen vorwiegenden Einfluss auf das Resultat geübt haben.

Nur beiläufig sei hier der Versuche gedacht, in welchen die Brutknospen auf 6 oder 14procentige Gelatine ausgesäet oder in Gelatine eingebettet waren. In allen Fällen machte sich eine bedeutende Wachsthumshemmung an den zum Eindringen in Gelatine gezwungenen Haaren bemerklich, im übrigen aber boten die Versuche nichts Neues zu dem schon Mitgetheilten.

Bei Lunularia, in deren Brutknospen jede zur Produktion der Wurzelhaare befähigte Zelle einen die Brutknospe durchsetzenden Cylinder bildet, beeinflussen äußere Agentien, so weit bekannt, die Wurzelhaarbil-

dung in derselben Weise, wie bei Marchantia [1]). Es gilt dies auch, wie Zimmermann [2]) nachwies, und wie ich bestätigen kann, hinsichtlich des Einflusses einseitiger Beleuchtung. Einige Versuche lehrten mich ferner, dass bei Lunularia trockene Luft das Wachsthum der Haare hemmt, und dass Kontakt mit festen Körpern nicht als Reiz wirksam ist.

In Betreff der ferneren Entwicklung der Brutknospen und der von der Beleuchtung abhängigen Induktion der Bilateralität in den aus jenen erzeugten Thalluslappen ist dem früher von mir Mitgetheilten nichts Neues hinzuzufügen. Zimmermann's [3]) Nachweis, dass bei richtigen Kulturbedingungen sich auch auf Wasser normaler gestaltete Thalluslappen erziehen lassen, als ich that und zu thun Veranlassung hatte, konnte Niemandem zweifelhaft sein, der die gelegentlichen Wachsthumsverhältnisse von Marchantia im Wasser von Sümpfen und Gräben kennt.

---

1) Vgl. Leitgeb, Bot. Ztg. 1872, p. 766.; Kny, Entwicklungsgeschichte d. Parkeriaceen 1875, p. 12.

2) L. c. p. 667.

3) L. c. p. 668.

XI.

Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung.

Von

Dr. Georg Klebs,
Privatdocent.

Mit 24 Holzschnitten.

Über die Keimung der Pflanzen, besonders der blüthentragenden, existirt eine außerordentlich reiche Literatur[1]; schon von Malpighi[2]) an hat man diesem ersten Erwachen der Pflanzen aus dem ruhenden Samen großes Interesse gewidmet. In früheren Zeiten war es die rein morphologische Seite des Vorganges, welche besonders hervorgehoben und sehr erfolgreich beobachtet wurde, namentlich in der ersten Hälfte des Jahrhunderts durch Männer wie de Candolle, Mirbel, Richard, Tittmann etc., in späteren Jahrzehnten durch Irmisch in seinen zahlreichen schönen Arbeiten, ferner durch Buchenau, Caspary, Warming, Winkler etc. Aber bei der großen Fülle der neuen Einzelbeobachtungen fehlte um so mehr eine klare Zusammenfassung. Irmisch, welcher sie am besten hätte geben können, ist nicht dazu gekommen, und nach ihm hat es ebensowenig Jemand versucht. In

---

1) Die Literatur über Keimung ist in hohem Grade zerstreut und zersplittert, es gab bisher keine auch nur einigermaßen genügende Zusammenstellung derselben. In den neueren Arbeiten über Keimung findet man auch vielfach einen Mangel an Literaturkenntnis. Am Schluss der vorliegenden Abhandlung ist eine möglichst vollständige Aufzählung der Literatur gegeben; in der Arbeit selbst sind nur die wichtigsten unmittelbar mit ihr zusammenhängenden Schriften erwähnt.

2) Malpighi ist der erste, welcher sorgfältige Beschreibungen von Keimungen phanerogamer Pflanzen geliefert hat. Durch die Genauigkeit seiner Beobachtungen, Treue seiner Zeichnungen ragt er über viele spätere Forscher, selbst solche unseres Jahrhunderts weit hervor. Man sehe seine: Opera omnia, Londini 1687 T. II Pars altera »De Seminum Vegetatione« p. 1—16 Tab. I—IV. Opera posthuma 1697 p. 63—69, 72—74 Tas. IV, VII—IX.

neuerer Zeit hat sich das Hauptinteresse auf die physiologischen Erscheinungen der Keimung hingewandt, eine reiche Literatur hat sich entwickelt im Anschluss vor allem an die bahnbrechenden Arbeiten von Sachs. Viel weniger beachtet ist dagegen die Frage, was für eine biologische Bedeutung die einzelnen Formverhältnisse besitzen, in welchen die Keimung je nach den Pflanzenarten zur Erscheinung kommt und in welcher Beziehung die Art und Weise der Keimung mit der sonstigen Lebensweise der betreffenden Pflanze steht. Hieran schließen sich eine Reihe anderer Fragen nach dem Einfluss der äußeren Lebensbedingungen auf die Zeit, die Dauer, den Verlauf der Keimung und nach dem Zusammenhang dieser Verhältnisse mit der geographischen Verbreitung, der natürlichen Verwandtschaft der einzelnen Arten. Manche interessante Beobachtung findet sich in den verschiedenen Keimungsarbeiten, einzelne wichtige Momente sind von Haberlandt in dem Werke: »Schutzeinrichtungen in der Entwickelung der Keimpflanze« 1877 hervorgehoben worden. Auch nach dieser Richtung hin hat Darwin vielfach neue Anregung durch sein Buch »Das Bewegungsvermögen der Pflanzen« 1881 gegeben. Eine die Mannigfaltigkeit der Pflanzenformen umfassende Bearbeitung der Biologie der Keimung existirt aber bisher nicht und sie würde doch von sehr hohem Interesse sein. Indem sie die Resultate der morphologischen wie physiologischen Forschung in gleicher Weise benutzt, müsste sie ein Gesammtbild entwerfen von dem Keimungsleben der verschiedenen Pflanzen, wie es sich in der freien Natur im Kampf mit den stets wechselnden äußeren Lebensbedingungen gestaltet; sie würde hinsichtlich der Bedeutung für das Leben der Pflanze ein Verständnis so verbreiteter Formerscheinungen anbahnen, deren physiologische Erklärung noch lange für uns im Dunkeln bleiben wird. Allerdings lässt sich eine solche Arbeit nur auf sehr umfassende Kenntnis und langjährige Studien gründen und wird erst durch das Zusammenwirken vieler sich ermöglichen lassen. Weit entfernt, eine solche Arbeit liefern zu wollen und zu können, und nur bestrebt, ein Scherflein zur Lösung des Themas hinzugeben, möchte ich im Folgenden einige kleine Beiträge liefern.

Die Arbeit zerfällt in zwei Theile. Im ersten Abschnitt wird eine ganz kurze Übersicht der Haupttypen versucht, unter welche sich die Mannigfaltigkeit der mir aus der Literatur, sowie eigener Erfahrung bekannten Keimungsformen bei den Samenpflanzen einordnen lässt. In dem zweiten Theil will ich einige wichtige Momente der Keimungsbiologie darlegen.

Hier habe ich noch die angenehme Pflicht zu erfüllen, folgenden Herren meinen Dank für die freundliche Mittheilung von Samenmaterial auszusprechen; es sind die Herren Professoren Arcangeli, de Bary, Caspary, Drude, Eichler, Pfeffer, Pfitzer, Pirotta, Sachs, Graf zu Solms-Laubach, Schenk, Stahl, ferner die Herren Universitätsgärtner Salomon-Würzburg, Zeller-Tübingen, die Herren Ernst Klebs und Dr. Mattirolo sowie besonders die Herren Dr. v. Heldreich-Athen, Thomle-Christiania, Dr. Schimper-

Bonn, welche Samen, an den natürlichen Standorten gesammelt, mir übergaben, der erste solche von Griechenland, der zweite solche des nördlichen Norwegens, der letzte einige von Westindien [1]).

Erster Theil.

Die Hauptkeimungsformen der Samenpflanzen.

Die Samenpflanzen zerfallen bekanntlich in die drei Abtheilungen der Gymnospermen, Monokotylen und Dikotylen. Die Verschiedenheit in der Keimungsart bei den letzten beiden Gruppen erscheint auch jetzt noch so scharf ausgeprägt, dass eine gesonderte Betrachtung beider nothwendig ist. Anders verhält es sich mit den Gymnospermen, welche sich in der Keimung direkter an die Dikotylen anschließen und mit ihnen gemeinsam zu besprechen sind. Der Umstand, dass bei manchen Gymnospermen mehr als zwei Kotyledonen sich finden, erscheint von ganz sekundärer Bedeutung, einmal, weil es auch Dikotylen giebt, welche mehr als zwei Keimblätter haben [2]), andrerseits die Auffassung, dass die zahlreichen Kotyledonen der Abietineen durch Zerspaltung von ursprünglich nur in der Zweizahl vorhandenen entstanden sind, durchaus berechtigt ist [3]). In einer besonderen Abtheilung sind diejenigen Dikotylen zu behandeln, bei welchen der eine oder beide Kotyledonen rudimentär oder gar nicht ausgebildet sind.

Betreffs der Bezeichnungen von Samen, Früchten, den Theilen der Keimpflanze schließe ich mich ganz an die gebräuchliche Ausdrucksweise an; mit Darwin gebrauche ich der Kürze halber Hypokotyl und Epikotyl.

---

1) Ein Übelstand, den ich nicht habe ganz vermeiden können und der vielleicht manche Unrichtigkeiten in der folgenden Arbeit herbeigeführt hat, war der, dass ich viele Samen der botanischen Gärten wie der Handelsgärtner als richtig bestimmt annehmen musste, was, wie bekannt, nicht immer zutrifft. Die mir wichtig erscheinenden Samen habe ich ihrem Bau nach untersucht und sie mit den allerdings meist wenig genügenden Beschreibungen der systematischen Werke verglichen. Bei allen konnte ich das nicht durchführen. Es fehlt sehr an einer umfassenderen Bearbeitung des Gärtner'schen Werkes.

2) So hat die Gattung Psittacanthus nach Eichler mehrere Kotyledonen, je nach der Species in verschiedener, für dieselbe aber konstanter Zahl. Ps. cucullans hat 4 Kotyledonen. Flora 1867 p. 465. Vergl. ferner F. von Müller, Plurality of cotyledons in the genus Persoonia, New-Zealand Journ. of Sc. May 1882. Die meisten früheren Angaben betreffs zahlreicher Kotyledonen bei Dikotylen beziehen sich nach Duchartre nur auf zwei mehrfach gespaltene Kotyledonen; vergl. Duchartre, Sur les embryons qui ont été décrits comme polycotylés. Ann. des Sc. Nat. Sér. III, T. X, 1848. Eine sehr häufige, bei den meisten Dikotylen schon beobachtete Erscheinung ist das Vorkommen von trikotylen Keimlingen, vergl. Junger in Sitz.-Ber. d. Schlesischen Gesellsch. 1869, 1870, 1871. Winkler in Sitz.-Ber. des bot. Vereins Brandenburg 1875; id., Die Keimblätter der deutschen Dikotylen, Abhandl. d. bot. Vereins Brandenburg XXVI.

3) Vergl. Duchartre l. c. p. 223—232 Taf. IX—X.

Einen Unterschied von Kotyledonen als Theilen des Embryo, und von Keimblättern, als Theilen der Keimpflanzen, mache ich nicht; beide Ausdrücke sind für mich synonym. Die Grenze von Hypokotyl und Wurzel, welche oft eigenartig ausgebildet ist, mag als Wurzelhals oder Collum bezeichnet werden; statt dessen werden auch die Ausdrücke Hypokotylbasis resp. Wurzelgrenze angewandt werden. An den Samen resp. den Schließfrüchten unterscheide ich das Mikropylende, welchem die Radicula zugewendet ist, von dem entgegengesetzten, als dem Chalazaende.

I. Samenpflanzen mit zwei oder zahlreicheren Kotyledonen.

Die verschiedene Rolle, welche die Kotyledonen spielen, je nachdem sie unter der Erde bleiben und wesentlich nur Reservestoffbehälter sind oder über die Erde kommen, um als erste Laubblätter zu dienen, beherrscht auch die übrige Art und Weise der Keimung, so dass darnach die einzelnen Fälle gesondert werden müssen.

A. Kotyledonen oberirdisch.

Zu dieser Gruppe gehören bekanntlich die weitaus meisten Dikotylen und Gymnospermen. Die Keimung der hierhin gehörigen Pflanzen verläuft aber nicht nach ein und demselben Schema, sondern es treten eine große Menge von Variationen in verschiedenen Richtungen auf. Im Folgenden sollen die Haupttypen an einzelnen Beispielen näher geschildert werden. Es braucht wohl nicht besonders hervorgehoben zu werden, dass diese Eintheilung nach Typen eine rein willkürliche ist, welche nichts anderes beansprucht, als dass in die verwirrende Menge von Einzelheiten klare Ordnung gebracht wird. Die einzelnen Typen sind in allem möglichen Grade durch Übergänge mit einander verbunden.

Typus 1. Hauptwurzel vom ersten Austritt aus dem Samen an lebhaft wachsend; das Hypokotyl schafft die Kotyledonen aus dem Samen über die Erde; Wurzelhals nicht oder relativ wenig verdickt.

Diesem Typus entspricht die bisher als Hauptschema für eine dikotyle Pflanze angenommene Keimungsart und mancherlei Beschreibungen liegen in der Literatur vor. Doch wird es gut sein, an einem Beispiel die Hauptpunkte hervorzuheben.

Scorzonera humilis[1] (Fig. 1 *Ia—c*)[2]. Die Achaenen sind schmal

---

1) Im Texte der Arbeit ist der Bequemlichkeit halber verzichtet worden, bei jedem Speciesnamen den Autor anzuführen; in dem am Ende der Arbeit angefügten Register der Pflanzennamen sind auch die der Autoren angegeben, soweit sie mir bekannt waren.

2) Für die Holzschnitte ist im Allgemeinen zu bemerken, dass die Zeichnungen der meisten Keimlinge ungefähr in natürlicher Größe gegeben sind; wo eine andere Vergrößerung resp. Verkleinerung stattgefunden hat, ist die entsprechende Zahl in Klam-

cylindrisch, nach dem Mikropylende zu allmälich etwas verdickt; die längsstreifige Fruchtwand umschließt den endospermlosen Embryo, welcher aus kurzer Radicula und langen schmalen Kotyledonen besteht. Wenige Tage nach der Aussaat tritt die Keimung ein.

Sowie die Wurzelspitze aus der Achaene heraustritt, fängt sie lebhaft an zu wachsen und dringt vermöge ihres positiven Geotropismus in die Erde. Sofort beginnt auch das Hypokotyl sich zu verlängern, folgt anfangs dem Abwärtsstreben der Wurzel bis zu dem Moment, wo sein eigener negativer Geotropismus in's Spiel tritt und zugleich durch das Verwachsen der zahlreich gebildeten Wurzelhaare mit den Erdtheilchen, sowie durch das Aufhören des Wachsthums in dem oberen Theile der Wurzel die junge Keimpflanze eine feste Stellung im Boden sich errungen hat. Jetzt zwischen der Wurzel und der von Erde bedeckten Frucht an beiden Enden gleichsam wie festgeklemmt, andrerseits bestrebt, aufwärts zu wachsen, muss sich das Hypokotyl nach oben krümmen. Hier bei Scorzonera, wo sehr früh auch die Kotyledonen sich strecken, rückt die Krümmungsstelle bald bis zur Basis der ersteren (Fig. 1 *Ib*). Je mehr jetzt das Hypokotyl aufwärts dringt, um so mehr werden die Kotyledonen aus der Fruchtschale herausgezogen. Der Widerstand, welchen dabei das Hypokotyl zu überwinden hat, drückt sich in einer Krümmung desselben gegen die Frucht hin aus, während die Hauptwurzel im oberen Theile zurückgestemmt wird. Es entsteht unter solchen Verhältnissen die stets vorhandene *S*-förmige Krümmung der ganzen Keimpflanze (*Ib*, *c*). Bei der weiteren Verlängerung des Hypo-

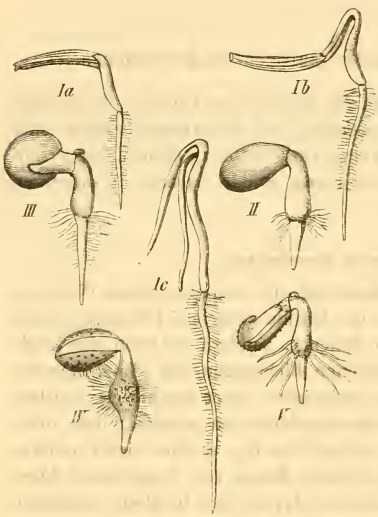


Fig. 1. Keimung der Dikotylen nach Typus 1; *I a—c* Scorzonera humilis; *II* Phlox Drummondi; *III* Reseda virescens; *IV* Rivina brasiliensis; *V* Portulacca Thelusseni. In *III* und *V* sitzt an der hervorgestülpten innern Samenhaut der abgehobene kleine Samendeckel.

---

mern neben der Figurenbezeichnung in Buchstaben beigefügt worden. Bei den Samendurchschnitten bezeichnet allgemein die feine Punktirung das Endosperm, während in den meisten Fällen, in denen nichts anderes angegeben ist, der Embryo resp. einzelne seiner Theile weiß gelassen sind. Auf eine jedesmalige Bezeichnung der einzelnen Samen- und Keimtheile wie von Wurzel, Hypokotyl, Kotyledonen ist wegen der unmittelbaren Verständlichkeit der Figuren verzichtet worden.

kotyls und dem damit verbundenen stärkeren Herausziehen der Kotyledonen rückt die untere Krümmung des Hypokotyls weiter nach oben; letzteres streckt sich mehr und mehr gerade (*Ic*). Sind die Kotyledonen schließlich aus der Frucht befreit, liegen sie in der bekannten Nutation dem Hypokotyl an. Bei Scorzonera hört dasselbe bald auf zu wachsen und bleibt so gut wie ganz in der Erde. Über dem Boden breiten sich die Kotyledonen auseinander; sie sind sehr lang und schmal. Die Keimung ist beendet.

Nach diesem Typus verläuft die Keimung einer großen Anzahl von Pflanzen, deren Samen resp. Früchte ebenfalls endospermfrei sind, so bei zahlreichen anderen Compositen, ebenso bei endospermhaltigen Samen, wie denen vieler Sileneen etc. In allen diesen Fällen entwickelt sich das Hypokotyl stärker und tritt deutlich über die Erde. Nach sehr verschiedenen Richtungen zeigen sich aber je nach den Einzelfällen Variationen, welche, weiter ausgebildet, dann zu Merkmalen anderer Keimungstypen werden. Hier mögen nur zwei Punkte berührt werden, einmal die Ausgestaltung der Grenze von Hypokotyl und Wurzel, ferner die Behaarung der letzteren. In manchen Fällen, wie bei Scorzonera, bei Basella ramosa ist die Grenze deutlich angedeutet durch die Wurzelhaarbildung und die bald eintretende Bräunung der Wurzelepidermis. Sehr häufig ist aber die Grenze der beiden Organe verdickt in sehr verschiedenem Grade, je nach den Arten und auch je nach Individuen. Im allgemeinen ist eine geringe Verdickung wenigstens bei einzelnen Exemplaren der Aussaat sehr häufig vorhanden [1]). Dieselbe betrifft vielfach hauptsächlich die Hypokotylbasis und die Wurzel trennt sich deutlich davon ab, so bei Campanulaceen, wie Phyteuma spicatum, Platycodon autumnale, bei Pflox Drummondi (Fig. 1 *II*), Reseda virescens (Fig. 1 *III*), bei den Convolvulaceen, vielen Cruciferen und Compositen. Dagegen giebt es andere Fälle, wo die Verdickung sowohl dem Hypokotyl, wie der Wurzel angehört, sodass beide, in der ersten Keimungszeit besonders, ganz allmälich in einander übergehen, so bei Heliotropium europaeum, Fedia cornucopiae, Nemophila atomaria, Rivina brasiliensis (Fig. 1 *IV*). Nimmt die Stärke der Verdickung in der Reihe der Fälle mehr und mehr zu, so führen dieselben zum nächsten Keimungstypus über.

Die Bildung der Wurzelhaare [2]) zeigt gleichfalls große Variabilität, nicht allein deren Anzahl, deren Größe nach, sondern auch in ihrem zeitlichen und räumlichen Auftreten. Besonders dicht und dabei lang von Beginn der Keimung an sind die Wurzelhaare bei den Convolvulaceen, wie Convolvulus tri-

---

1) Auf eine solche häufig vorkommende Verdickung am Wurzelhals hat auch Warming aufmerksam gemacht. Botanische Notizen. Bot. Ztg. 1883. No. 12.

2) Bei manchen Pflanzen fand ich an den Wurzelhaaren einige Besonderheiten. So waren dieselben an der Keimwurzel von Rhamnus tinctoria gelb gefärbt, diejenigen der Anagallis coerulea an der Spitze kuglig angeschwollen, solche von Asterolinum stellatum keulig erweitert.

color, Pharbitis hederacea, Ipomea sibirica etc., viel lockerer stehen sie im allgemeinen bei Cruciferen, Papaveraceen. In jenen Fällen der Verdickung am Wurzelhals treten an dieser die ersten Haare und oft besonders dicht auf[1]), wie z. B. bei Leontopodium alpinum, Oenothera acaulis. Bisweilen, wie bei Taraxacum officinale nach Warming[2]), ferner bei Tussilago farfara, Barkhausia setosa, Portulacca Thelussoni (Fig. 1 *V*) finden wir an dem verdickten Wurzelhalse sehr lange Haare, wie sie später nicht vorkommen. Bei jenen sehr kräftigen und dicken Wurzeln, wie sie bei den jungen Keimlingen der Artischocke, von Lupinen, Calycanthus floridus, Sterculia platanifolia etc. sich zeigen, sind die Wurzelhaare sehr kurz und bilden oft nur einen zart wolligen Anflug, oder sie treten erst relativ spät[3]) und dann auch spärlich auf, wie bei Cardiospermum Halicacabum, Helianthemum niloticum. Noch mehr ist die Wurzelhaarbildung bei Cistus villosus reducirt, an dessen sehr langen und dünnen Keimwurzeln selten sich hie und da ein Härchen findet; bei den langen, in Wasser gezogenen Keimwurzeln von Desmanthus depressus sah ich kein einziges[4]). Diese Fälle führen hinüber zu denjenigen Gymnospermen, welche diesem Typus angehören, aber in Betreff des Baues der Hauptwurzel einige Eigenthümlichkeit zeigen.

Die Keimung vieler Coniferen[5]) ist oft beschrieben, das, was hier interessirt, aber dabei wenig beachtet worden. Im Zusammenhange mit der

---

1) Stark verdickter Wurzelhals mit dichter Haarbekleidung findet sich bei den Keimlingen von Anagallis coerulea, Nemophila atomaria, Verbena angustifolia, Tetragonia expansa; Verdickung ohne Behaarung zeigt Zygophyllum Fabago, Aphelandra aurantiaca. Bei Cleome pungens finden sich Wurzelhaare noch eine ganze Strecke oberhalb der verdickten Basis des Hypokotyls. An dem unteren Theile des Hypokotyls von Cerinthe major beobachtete ich oberhalb der deutlich verdickten Basis zahlreiche dicke kräftige Haare, welche als Wurzelhaare dienten, da Erdtheilchen an ihnen klebten. Erst später entwickeln sich am Hypokotyl kleine Drüsenhaare. Merkwürdig verhält sich nach Reinke die Keimpflanze von Gunnera chilensis, bei welcher die Hauptwurzel kahl, dagegen das viel dickere Hypokotyl mit langen hyalinen Borstenhaaren bedeckt ist. Reinke, Untersuchungen über die Morphologie der Vegetationsorgane von Gunnera 1873.

2) Warming, Bot. Notizen p. 202. id., Den almindelige Botanik. Kjøbenhavn 1880, p. 84; vergl. ferner Fr. Schwarz, Die Wurzelhaare der Pflanzen in Unters. aus dem bot. Institut in Tübingen I, p. 171. S. beobachtete längere und dichter stehende Haare an dem Wurzelhals bei Brassica Napus, Biscutella auriculata, Vesicaria sinuata u. a.

3) Bei der Keimung von Salsola Soda wächst die Hauptwurzel sofort sehr stark in die Länge und ist ohne Wurzelhaare. Hypokotyl und Wurzel gehen ohne Grenze in einander über; erst wenn die Kotyledonen fast herausgezogen sind aus dem Samen, treten Wurzelhaare dann in ziemlicher Menge auf.

4) Schacht, Der Baum, 2. Aufl., 1860, p. 165 beobachtete auch bei den in Wasser gewachsenen Wurzeln von Cicuta virosa keine Haare.

5) Über Keimung von Coniferen vergl. C. Richard, Mémoires sur les Conifères et les Cycadées 1826, p. 108. Göppert, De Coniferarum structura anatomica 1837; Hartig, Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Kulturpflanzen 1851; Schacht, Der Baum, p. 49 u. a.: Strasburger, Die Coniferen und Gnetaceen 1872.

bekannten geringen Wurzelhaarbildung [1]) tritt häufig die Erscheinung einer Häutung der Hauptwurzel ein. Schon bei dem ersten Heraustreten der jungen Keimwurzel von Pinus Pinea beobachtet man, dass dieselbe von einer lockeren, weißlichen Hülle umgeben ist, welche sich sehr bald in zahllose einzelne Zellfäden auflöst. Diese erste Hülle rührt von dem Zellgewebe her, welches in Form einer mächtig entwickelten Wurzelhaube den Pleromscheitel der Wurzel im Samen bedeckt und am andern Ende mit den Resten des Embryosackes zusammenhängt. Die Radicula, in ihren oberen Theilen lebhaft sich bei der Keimung streckend, drängt das Zellgewebe aus dem Samen heraus, dehnt dasselbe stark, von ihm als Hülle umgeben. Beim weiteren Wachsthum reißt der oben mit dem Samen noch in Verbindung stehende Theil der Hülle, einige Fetzen bleiben am Samen, die jetzt losgelöste Hülle der Wurzel zerfällt sehr schnell in ihre Fäden. Nimmt man bei jungen Keimlingen die Hülle ab, bemerkt man, dass auch darunter an der Hauptwurzel selbst eine Ablösung ihrer peripherischen Schichten der ganzen Länge nach erfolgt. Hauptsächlich die beiden äußeren Zellschichten, welche an der Wurzelspitze in das Gewebe der Wurzelhaube übergehen, lösen sich, indem sie sich in ihre einzelnen Zellreihen spalten, welche in Form von schleimigen langen Fäden die Wurzel umhüllen. Stellt man einen Keimling in Wasser, so erscheint die Wurzel von einer zarten, weißen Wolle umgeben, gleichsam als wäre sie von zahllosen Wurzelhärchen bedeckt [2]). Bei weiterem Wachsthum der Wurzel (dieselbe etwa 60—70 cm lang) treten an ihren mittleren Theilen vereinzelte Wurzelhaare als kurze, dicke Ausstülpungen der dritten Zellschicht hervor, welche die über ihnen lagernden Zellfäden bei Seite drängen. Später färben sich diese Zellfäden gelb bis braun; weitere Veränderungen der Wurzel geschehen dann bei dem Beginn des sekundären Dickenwachsthums.

An den schleimigen Zellfäden der Wurzel kleben vielfach Erdtheilchen an, sodass die ersteren wohl einigermaßen als Befestigungsmittel anstatt der anfangs ganz fehlenden und immer nur seltenen Wurzelhaare dienen können.

Bei andern Coniferen verläuft die Keimung in entsprechender Weise. Sehr deutlich ist die Häutung bei Pinus silvestris, bei dessen Keimlingen Wurzelhaare erst in älteren Stadien und auch dann nur spärlich sich zeigen. Bei Cryptomeria japonica sah ich bei manchen Keimlingen an der jungen Hauptwurzel einzelne Haare, welche dann bei der Häutung mit der äußeren Zellschicht abgeworfen wurden. In stärkerem oder geringerem Grade findet bei den meisten Coniferen eine Ablösung und Zerstörung der äußeren

1) Vergl. Schacht, Lehrbuch der Anat. und Phys. 1859, p. 161; Olivier, Recherches sur l'appareil tégumentaire des racines. Ann. d. Sc. nat. Sér. VI, T. II, p. 27; Fr. Schwarz, Tübinger Unters. p. 168.

2) Richard hat in einigen seiner Figuren diese Fäserchen an den Keimwurzeln von Pinus Pinea, Larix europaea, Abies excelsa gezeichnet; Mém. sur les Conifères, pl. 12 fg. *g—m*, pl. 13 fg. *r—t*, pl. 15 fg. *R*, *Q*.

Zellschichten der Wurzel statt; besonders auffällig wie bei Pinus Pinea, silvestris ist sie nur dann, wenn dieselbe so schnell und in so jugendlichen Stadien vor sich geht. Auch bei einigen später zu erwähnenden Dikotylen zeigt sich eine ähnliche Erscheinung der Häutung.

Typus 2. Keimung verläuft wie bei Typus 1; Hypokotylbasis durch besonders starke, oft einseitige Verdickung ausgezeichnet.

Zu diesem Typus gehören eine Reihe der interessanteren Keimungsgeschichten bei den Dikotylen; sie sind schon mehrfach in der Literatur erwähnt worden. Die bei dem ersten Typus relativ geringe Verdickung der Hypokotylbasis hat sich hier zu einem Organ von besonderer biologischer Bedeutung entwickelt. Als Beispiel diene:

Oxybaphus viscosus (Fig. 2 *Ia—d*). Die ungefähr eiförmigen Schließfrüchte dieser in Peru und Mexico vorkommenden Pflanze zeigen fünf etwas vorspringende Längskanten, auf welchen eigenartige Schleimorgane sitzen. Der gekrümmte peripherische Embryo umgiebt das centrale mehlige Endosperm. Die Keimung erfolgt in 5—8 Tagen nach der Aussaat.

Die hervordringende, lebhaft wachsende Hauptwurzel häutet sich anfangs, indem die Epidermis sich in einzelnen Fäden ablöst (Fig. 2 *Ib*). Erst in den etwas älteren Theilen kommen die Wurzelhaare hervor, aber dann sehr dicht gedrängt. So wie das Hypokotyl beginnt, sich aus der Frucht hervorzuschieben, verdickt es sich an seiner Basis einseitig und stemmt sich mit diesem Verdickungswulste fest an die ihm anliegende Klappe der Fruchtwand an (Fig. 2 *Ic*), indem zugleich zahlreiche Härchen von der Unterseite des Wulstes ausgehen, welche innig dem Perikarp sich anschmiegen. So an seiner Basis einen festen Stützpunkt gewinnend, strebt das Hypokotyl aufwärts, krümmt sich, öffnet dabei die Fruchtwandung weiter und zieht allmählich die Kotyledonen sammt dem Endosperm aus der Frucht heraus, welche, an der verdickten Basis festgehalten, im Boden bleibt (Fig. 2 *Id*). Die Kotyledonen liegen anfangs in der Weise dem Hypokotyl an, dass der innere kleinere demselben zugewandt ist. Noch innerhalb der Erde nutirt das Hypokotyl an seinem oberen Ende häufig so, dass bei dem

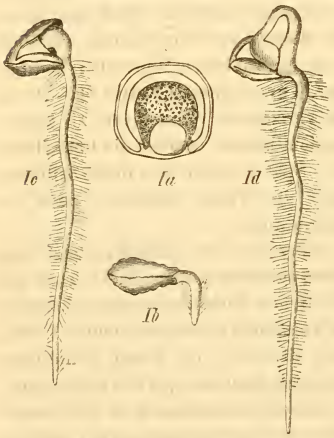


Fig. 2. Keimung der Dikotylen nach Typus 2; *Ia* bis *d* Oxybaphus viscosus, *a* (6) Querschnitt durch die Frucht; das centrale Endosperm umgeben von dem peripherischen Embryo; bei *b* entsprechen die an der Wurzel schräg aufwärts gezeichneten Striche keinen Wurzelhaaren, sondern den Zellfäden der sich zerfasernden Wurzelepidermis.

Hervortreten über die Erde der äußere größere Kotyledon ihm anliegt. Nach dem Aussaugen des Endosperms, welches als vertrocknetes zartes Häutchen übrig bleibt, erheben sich die Kotyledonen und entfalten sich; beide sind nierenförmig gestaltet, der eine bedeutend kleiner als der andere.

Die Keimung von Mirabilis Jalapa und longiflora geht in ähnlicher Weise vor sich, nur fehlt die Häutung der Hauptwurzel; bei der Keimung von Oxybaphus floribundus ist das Stemmorgan an der Hypokotylbasis nicht mehr so deutlich ausgebildet. Die einseitige Verdickung an der Hypokotylbasis haben Mirbel [1] und Irmisch [2] kurz erwähnt. Bei Mirabilis Jalapa hat auch Finger [3] dieselbe erkannt; sie hat nach ihm die Rolle, die harte Schale zu durchbrechen. Auch Nobbe [4], Flahault [5] haben das Organ beobachtet.

Genau dieselbe Keimungsweise zeigen im wesentlichen die Cucurbitaceen (Fig. 3 *Ia—b*), bei welchen Mirbel [6] die Verdickung zuerst beobachtet, Tittmann [7] ihre Bedeutung bei der Keimung näher erläutert hat; in neuerer Zeit haben auch andere Forscher [8] die Verhältnisse beschrieben. Die Verdickung der Hypokotylbasis tritt bei Cucurbita oft sehr stark einseitig hervor; sie ist hier wie in allen andern Fällen eine Wucherung des Rindenparenchyms, welche bei jenen jungen Keimlingen, die man ohne Samenschale sich hat entwickeln lassen, mehr ringartig um die ganze Basis sich ausbildet. Übrigens erscheint das Organ je nach der Lage des Samens bei der Keimung in mannigfachen kleinen Variationen. Die meisten Cucurbitaceen scheinen dieses Organ zu besitzen. Tittmann beobachtete es bei Cucurbita Pepo, Cucumis sativus, Melo; Flahault bei Cucumis Citrullus, Cyclanthera explodens und pedata, Lagenaria vulgaris, Momordica Charantia;

---

1) Mirbel, Nouvelles Recherches etc. in Ann. du Muséum t. XIII, pl. 4 fg. 62, 63; id., Elémens de phys. végét. et de bot. 1815, pl. 56, 3.

2) Irmisch, Beiträge zur vergl. Morphologie der Pflanzen. 4. Abhandlg. 1854. p. 28, Fg. 21 f.

3) Finger, Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Mirabilis Jalapa. Inaug. Dissert. 1873, p. 8.

4) Nobbe, Handbuch der Samenkunde, 1876, p. 215. Die Verdickung des Hypokotyls soll sich nach N. schon im Samen finden.

5) Flahault, Sur le talon de la tigelle de quelques Dicotyledons, Bull. de la Soc. bot. de France T. XXIV, 1877, p. 200—203. Nach Fl. soll das Hypokotyl so lange kurz bleiben und die Verdickung nicht funktioniren, als bis die Kotyledonen das Endosperm aufgesogen haben. Das habe ich nicht beobachten können.

6) Mirbel, Nouvelles Recherches etc. pl. 6 fg. 131, pl. 7 fg. 134, 135.

7) Tittmann, Die Keimung der Pflanzen 1821, p. 194, Taf. XXVI Fig. 4.

8) Tscherning, Untersuchungen über die Entwicklung einiger Embryonen bei der Keimung. Inaug. Diss. Tübingen 1872, p. 6; Flahault, l. c.; Darwin, Beweg. p. 6; Gaudichaud, Recherches générales sur l'organ. et phys. des végétaux, Paris 1841, hat ebenfalls die einseitige Verdickung bei Cucurbita beobachtet, hielt sie aber für eine abortirte Wurzel (tab. VII fg. 1—2 Expl.).

DARWIN bei Trichosanthes; ich sah es bei Luffa acutangula, Benincasa cerifera, Ecbalium Elaterium, Momordica Balsamina, Sicyos angulatus, Coccinia indica. Dagegen fehlt die Verdickung bei der hypogäisch keimenden Megarrhiza californica und ferner auch bei Sicyosperma gracile, dessen Samen nicht mehr so flachgedrückt, wie bei den meisten der oben genannten Arten, sondern dick eiförmig sind. Hier gleitet das Hypokotyl aus der Samenschale heraus, an seiner Basis nur wenig und gleichmäßig verdickt.

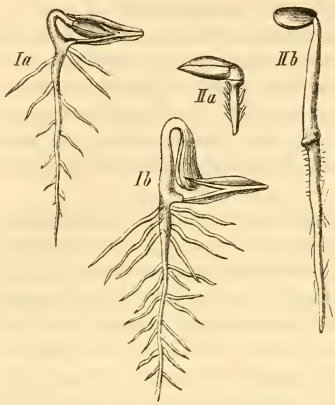


Fig. 3. Keimung der Dikotylen nach Typus 2; *Ia—b* (1/2) Cucurbita Pepo; *II a—b* Mimosa pudica; in beiden Figuren ist an der Wurzel die Häutung durch die aufwärts gerichteten Fäden angedeutet.

Solche besonders entwickelten Verdickungen der Hypokotylbasis finden sich ferner bei Martynia-Arten, bei welchen MIRBEL[1]) und NOBBE[2]) sie gesehen haben, ferner bei Lindheimeria texana, einer Composite, mit platt gedrückten, etwas geflügelten Achänen. Die Hauptwurzel durchbricht die Fruchtwand mit einem Loche, in welchem das Hypokotyl, an der Basis ringförmig verdickt, sich festklemmt und dadurch einen festen Stützpunkt gewinnt.

Eine sehr hübsche Einrichtung dieser Art zeigt sich auch bei der Keimung von Scabiosa dichotoma (Fig. 4 *a—d*). Die Früchtchen haben die Form eines Hutes, dessen Schirm durch eine häutige, zerissen gezähnte Scheibe gebildet wird, auf deren Mitte ein krönchenartiger Vorsprung die Überreste der Blüthentheile trägt. Bei der Keimung durchbricht die Wurzel das Krönchen und biegt sich abwärts. Das Hypokotyl, folgend, verdickt sich einseitig wulstartig an der Basis und legt sich mit derselben an den Schirm dicht an, durch Wurzelhaare noch mehr befestigt (Fig. 4 *b*). Von diesem Stützpunkt aus zieht es die Kotyledonen hervor. Dieselbe Keimung finden wir bei Scabiosa maritima und wahrscheinlich andern Arten.

Eine ganze Reihe ähnlicher Fälle schließen sich den besprochenen an. Bei andern Pflanzen treten solche Verdickungen der Hypokotylbasis in etwas veränderter Weise auf. Hierfür liefert Tribulus terrestris (Fig 5 *Ia—b*) ein Beispiel. Die Pflanze, weitverbreitet in Südeuropa, besitzt nicht aufspringende fünfkantige, nach einem Ende stark verschmälerte Früchte,

1) MIRBEL, Nouvelles Recherches etc. pl. 6 fg. 107.

2) NOBBE, Samenkunde p. 215 Fig. 133; die biologische Bedeutung des Organes hat er nicht erkannt.

welche mit mehreren stärkeren Stacheln besetzt sind und deren Schale steinhart ist. In der Frucht finden sich 2—5 Fächer, in jedem je ein endospermfreier Samen. Die Keimung erfolgt 2—3 Wochen nach der Aussaat. Die Hauptwurzel wächst sofort lebhaft; das Hypokotyl folgt, nach unten sich stark verlängernd, und bildet an seiner Basis einen Ringwulst, welcher sich mit seinem Rande etwas abwärts neigt, so dass er wie ein Trichter erscheint, aus dessen Mitte die dünne Wurzel hervorgeht (Fig. 5 *I a*). Durch diese Verbreiterung der Basis, welche hier nackt ist, gewinnt jedenfalls das Hypokotyl einen festeren Stützpunkt.

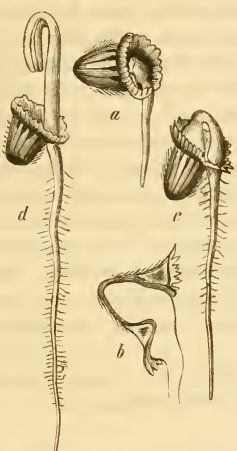


Fig. 4. Keimung der Dikotylen nach Typus 2; *a—d* Scabiosa dichotoma; *b* (etwas vergrössert) Längsschnitt durch den oberen Theil einer Keimpflanze im Stadium von *a*; die Verdickung der Hypokotylbasis hat sich fest an den Schirm der Frucht angelegt.

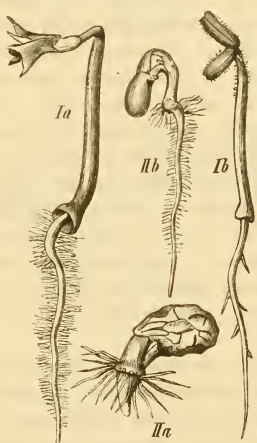


Fig. 5. Keimung der Dikotylen nach Typus 2; *I a—b* Tribulus terrestris, *b* fertige Keimpflanze (um $^1/_3$ verkleinert), *II* Limnanthes Douglasii, *a* (2) an der verdickten Basis des Hypokotyls mit einem Kranz besonders langer Wurzelhaare, *b* (1) die Kotyledonen werden von ihren Stielen aus den Samen herausgezogen.

Ähnlich verhält sich Limnanthes Douglasii, bei welcher die Verdickung einen Kranz von langen Wurzelhaaren trägt und auch sich häufig gegen die Samenschale anlegt (Fig. 5 *II a*, vergl. auch später S. 552). Ferner reiht sich hieran Mimosa pudica (Fig. 3 *II a—b*), bei welcher die Verdickung von Irmisch, Nobbe [1]) gesehen worden ist. Die Hauptwurzel hat bei dieser Pflanze die Eigenheit, sich anfangs zu häuten; die Haare treten etwas später auf. Die langen Streifen, in welche die Epidermis zerfällt, sind schleimig; kleine Erdtheilchen bleiben an ihnen kleben. Ursprünglich

1) Irmisch, Einige Beobachtungen an Eucalyptus globulus. Zeitschr. f. gesammte Naturw. 1876, p. 1; Nobbe, Samenkunde p. 215; Darwin. l. c. p. 87.

diente wohl die Verdickung bei Mimosa dazu, sich an die untere Klappe der Samenschale festzuklemmen. Doch meistens gleitet das Hypokotyl ab und der Ringwulst kann nur wie bei Tribulus dienen. Wie Mimosa verhalten sich viele Acacia-Arten[1]), z. B. lophanta, decurrens, rusciformis etc. Die Keimwurzeln tragen bei diesen Arten keine Wurzelhaare, zeigen aber auch keine Häutung.

Sehr ausgebildet ist die Verdickung bei Eucalyptus-Arten, sowie andern Myrtaceen, bei denen Briosi[2]) dieselbe beschrieb. Hier zeichnet sich der ringförmige Wulst am Wurzelhals durch sehr dichte Bedeckung mit langen Haaren aus und dient um so mehr bei diesen Keimlingen als Stütz- und Festigungsapparat, weil die Hauptwurzel anfangs nur sehr langsam wächst. Interessant ist es auch, dass der Ringwulst schon im Samen angelegt ist, während in allen früher besprochenen Fällen derselbe erst während der Keimung entsteht. Diese frühe embryonale Ausbildung zeigt sich auch bei den Cuphea-Arten[3]). In dem plattgedrückten, linsenförmigen, endospermfreien Samen von Cuphea procumbens, petiolata liegt der Embryo mit großen, breiten, flachen Kotyledonen und sehr kurzer Radicula, an welcher oberhalb der Spitze sich eine kleine wulstige Verdickung befindet. Bei der Keimung entwickelt sie sich zu einem Ringwulst am Wurzelhals; in den einen Fällen wirkt derselbe wie bei Cucurbita, indem er sich an die Samenschale anklemmt, bei vielen andern Individuen, wie bei Tribulus, nämlich dann, wenn das Hypokotyl von der Samenschale abgleitet.

Auf andere diesem Typus angehörige Fälle, wie besonders die durch Bower bekannt gewordene Keimungsart von Welwitschia mirabilis, Gnetum Gnemon wird später hingewiesen werden.

Typus 3. Keimung wie bei Typus 1; aber ausgezeichnet durch das starke selbständige Wachsthum des Endosperms.

Am bekanntesten und oft beschrieben ist die Keimung von Ricinus communis[4]). Das Charakteristische besteht in dem lebhaften Wachsthum

1) Bei zahlreichen Acacia-Arten hat Pyr. de Candolle die Verdickung beobachtet Mém. sur la famille des Léguminoses 1825, p. 66; besonders ausgebildet fand er sie bei Ac. farnesiana fg. 102 und bancroftiana fg. 104; vergl. ferner Ad. de Jussieu, Botanique, Cours élémentaire 1852 fg. 445 (Ac. julibrissin).

2) Briosi, Sopra un organo finora non avvertito di alcuni embrioni vegetali. Roma 1882. Nach Br. soll die Verdickung hauptsächlich der Ernährung der jungen Keimpflanze dienen; vergl. mein Referat in Bot. Ztg. 1882, p. 314. Übrigens hatte die Verdickung schon Irmisch beobachtet; Einige Beobachtungen an Eucalyptus globulus Zeitschr. f. ges. Naturw. Bd. 48. 1876.

3) Köhne, Lythraceae in Flora brasiliensis XIII, 1, hat bei zahlreichen Cuphea-Arten eine Verdickung an der Radicula der Embryonen gezeichnet; vergl. Tab. 41 IV, 45, 47 II, 49 E. (»Radicula brevissima hinc et inde cuspidata«).

4) Vergl. die Figuren bei Sachs, Lehrbuch der Botanik 4. Auflage Fig. 435 p. 609.

des Endosperms, wodurch die Keimung eingeleitet wird; Mohl[1]) hat näher darauf hingewiesen. Durch die starke Volumzunahme wird die Testa gesprengt, die Hauptwurzel tritt hervor und wächst sehr stark gleich in die Länge[2]). Das Hypokotyl, an der Basis etwas verdickt, zieht das Endosperm aus der Testa, wächst nach oben und durchbricht in Form eines Bogens die Erde. Darauf verlangsamt sich sein Wachsthum, während die Hauptwurzel sich noch stärker verlängert und ein dichter Kranz kräftiger Nebenwurzeln aus der verdickten Grenzstelle hervorbricht. Während dieser relativen Ruhe des Hypokotyls saugen die Kotyledonen das Endosperm aus. Sobald das geschehen, fängt das Hypokotyl wieder an, lebhafter zu wachsen und zieht dadurch die Kotyledonen aus der Erde. In entsprechender Weise keimen auch andere Euphorbiaceen, z. B. Euphorbia Lathyris, Croton leiocarpum, Caelebogyne ilicifolia[3]), Hura crepitans, aber auch Glieder anderer Familien, z. B. Sterculia acerifolia und platanifolia. Einen der interessantesten Fälle bietet Carica hastaefolia dar (Fig. 6 *a—f*). In der Mitte des Endosperms findet sich im trockenen Samen eine Höhlung, welche nur zum Theil von dem Embryo eingenommen wird, dessen Kotyledonen dünne, flach aufeinander liegende Blättchen darstellen (Fig. 6 *b*). Die Keimung verläuft wie bei Ricinus; das Eigenthümliche besteht darin, dass die flachen Kotyledonen, während sie das Endosperm aussaugen, sich mehr

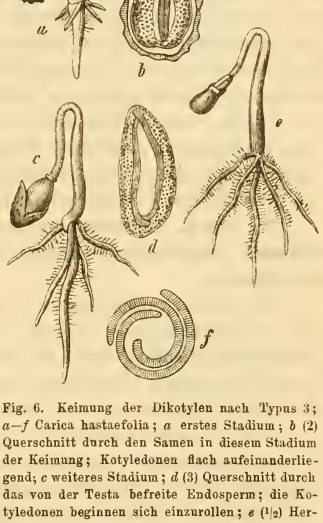


Fig. 6. Keimung der Dikotylen nach Typus 3; *a—f* Carica hastaefolia; *a* erstes Stadium; *b* (2) Querschnitt durch den Samen in diesem Stadium der Keimung; Kotyledonen flach aufeinanderliegend; *c* weiteres Stadium; *d* (3) Querschnitt durch das von der Testa befreite Endosperm; die Kotyledonen beginnen sich einzurollen; *e* (1/2) Herausziehen der eingerollten Kotyledonen; *f* (3) Querschnitt durch die Kotyledonen. Die letzteren sind in *b*, *d*, *f* schraffirt; das Endosperm ist punktirt.

1) Mohl, Ein Beitrag zur Geschichte der Keimung. Bot. Zeitg. 1861. Nr. 36.

2) Die Hauptwurzel ist dicht mit kurzen Haaren bedeckt; bei Euphorbia variegata besitzt die außerordentlich rasch in die Länge wachsende Keimwurzel nicht viele und nur kurze Haare; bei Euphorbia Lathyris sind die dünnen Wurzelhaare zahlreich vorhanden.

3) Braun, Über Polyembryonie und Keimung von Caelebogyne ilicifolia. Abhandl. d. Berliner Akad. 1859 Taf. I Fig. 9—16; ebenda auch Keimung von Hura crepitans Taf. III Fig. 1—4, von Manihot Taf. III Fig. 5—8. Nach Baillon, Etude générale du groupe des Euphorbiacées, Paris 1858, p. 208, Taf. XI Fig. 19 zeigt das lebhafte Wachsthum des Endosperms auch die Keimpflanze von Aleurites.

und mehr krümmen und umeinander rollen, so dass sie einen Hohlcylinder bilden (Fig. 6 *e*, *f*). In dieser Form werden sie über die Erde gebracht, wo sie dann sich wieder auseinander falten [1]).

Die zu diesem Typus gehörigen Fälle stehen nicht isolirt da, sondern sind durch vielfache Mittelglieder mit dem Haupttypus verbunden. In solchen Fällen ist es oft schwer, zwischen dem Wachsthum und der bloßen Quellung und Dehnung des Endosperms zu unterscheiden. Bei Taxus baccata und andern Coniferen findet nach Tscherning [2]) ein wirkliches Wachsthum des Endosperms statt, wenn auch ein nicht sehr lebhaftes. Bei Passiflora gracilis ist eine Vergrößerung des Endosperms noch deutlich, indem die Samenschale dadurch abgesprengt wird, doch scheint Quellung die Hauptursache zu sein. In andern Fällen, wie bei Villarsia parnassifolia, besonders Anemiopsis californica, tritt bei Beginn der Keimung das Endosperm eine Strecke weit aus dem Samen heraus, in schwächerem Grade bei manchen Papaveraceen, mehreren Primulaceen (Anagallis coerulea, Androsace septentrionale, Asterolinum stellatum). Hier ist wohl nur eine Dehnung durch die vordringende Keimwurzel die Ursache.

Typus 4. Hauptwurzel mäfsig oder stark wachsend; Hypokotyl schwach entwickelt. Die Stiele der Kotyledonen ziehen dieselben aus dem Samen.

Die Keimung nach diesem Typus ist schon mehrfach beschrieben worden, so von Bernhardi, Irmisch u. a. Das starke Wachsthum der Kotyledonenstiele gegenüber dem kurz bleibenden Hypokotyl ist zuerst von Bernhardi [3]) bei einigen Umbelliferen beobachtet worden, von denen sehr viele dem Typus angehören. Einen interessanten Fall bietet dar:

Smyrnium olusatrum (Fig. 7 *a*—*c*). Die Mericarpien sind oblong, schwach gekrümmt: an der convexen Seite treten drei Rippen schwach flügelartig hervor. Die schwarze Fruchtwand hat eine runzelige Oberfläche. Das Endosperm bildet, wie der Querschnitt (Fig. 7 *c*) zeigt, um eine centrale Höhle einen Mantel, welcher an der einen Seite nach innen eingeschlagen ist. Der wie bei den meisten Umbelliferen auch hier sehr kleine Embryo liegt am untersten Ende einer das Endosperm in der Mitte durchsetzenden, hellen, inhaltleeren, schmalen Schicht und besitzt zwei schmale kurze Kotyledonen, welche auseinanderspreizen und gegen einander ver-

1) Sobald die Keimung mit dem Wachsthum des Endosperms beginnt, haben auch die Kotyledonen, ebenfalls wachsend, das Bestreben sich einzukrümmen. Macht man Querschnitte durch ganz junge Keimlinge und und legt sie in's Wasser, so krümmen sich die Kotyledonen sehr deutlich ein. Im geschlossenen Endosperm können sie erst dann diesem Bestreben folgen, wenn dem Endosperm schon beträchtliche Reservestoffe entzogen worden sind und infolge davon dasselbe leichter nachgiebt und Raum schafft.

2) Tscherning, Unters. über die Entw. etc. 1872, p. 19—20.

3) Bernhardi, Über die merkwürdigsten Verschiedenheiten des entwickelten Pflanzenembryo. Linnaea 1832.

schoben sind. Die Keimung geht vom Tage der Aussaat an in sehr verschiedener Zeit je nach den Individuen vor sich; die Keimungszeit schwankt zwischen drei Wochen und fünf, vielleicht noch mehr Monaten.

Die Keimung wird eingeleitet durch ein Anschwellen des Endosperms und ein Wachsthum des Embryo, dessen Kotyledonen in die zarte centrale Gewebeschicht des Endosperms hineindringen. Die Hauptwurzel bricht hervor, sich lebhaft verlängernd, mit Haaren ziemlich dicht bedeckt. Das Hypokotyl folgt, bleibt aber ganz kurz; dafür wachsen die Basen der Kotyledonen zu langen Stielen aus, welche an ihrem unteren Ende zu einer Scheide von 8—15 mm Länge verwachsen sind und sich eine Strecke abwärts in die Erde senken. Mittlerweile haben die Kotyledonen in der Frucht sich so vergrößert, dass sie die ganze Länge und Breite der mittleren Schicht einnehmen; eine Folge davon ist, dass sie eine gekrümmte Form annehmen und sich mit den einen Enden so lagern, dass der eine den andern mehr oder minder umfasst (Fig. 7 *c*). Die Stiele krümmen sich jetzt aufwärts und ziehen die Kotyledonen heraus (Fig. 7 *b*); in dem Maße, als dieses geschieht, krümmen sich die Kotyledonenspreiten noch stärker ein, so dass sie entweder zusammen oder jeder für sich einen Hohlcylinder bilden (Fig. 7 *d*). Meistens bringt jeder Stiel seine Spreite für sich über die Erde, wo dann das Blatt sich entfaltet. Später bricht aus der Scheidenhöhle der Stiele das erste Laubblatt hervor.

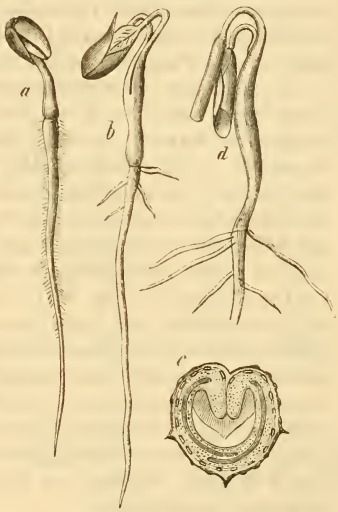


Fig. 7. Keimung der Dikotylen nach Typus 4; *a—c* Smyrnium olusatrum; *c* (6) Querschnitt durch die Frucht im Keimungsstadium von *a*; die Kotyledonen schraffirt; die Höhle im Innern der Frucht ist zum Theil von einem braunen Gewebe erfüllt.

Andere Umbelliferen zeigen ähnliche Verhältnisse. Bei Ferula Candelabrum wachsen die ursprünglich ganz kleinen Kotyledonen während der Keimung in die centrale Gewebeschicht des Endosperms hinein, indem sie sich mit ihren schmalen Kanten nebeneinander lagern, so dass sie in eine Linie zu liegen kommen, ebenso bei Tordylium syriacum. Das Hervortreten über die Erde findet wie bei Smyrnium statt, die Stiele sind aber nur kurzscheidig. Viel länger ist die Scheide, wie Bernhardi [1]) fand, bei

1) Bernhardi, l. c. p. 575, 607.

Ferulago und Prangos, ebenso nach Kirschleger[1] bei Chaerophyllum bulbosum. Bei der letzteren Pflanze meistens, ferner bei Smyrnium perfoliatum bilden die Keimblätter im ersten Jahre die einzigen assimilirenden Organe[2]; erst im nächsten Jahre entwickelt sich die Plumula am Grunde der Scheidenhöhle und durchbricht seitlich die Scheide.

Innerhalb der Umbelliferen-Reihe giebt es sehr allmähliche Übergänge vom gewöhnlichen Typus zu demjenigen von Smyrnium. Bei vielen Formen bringt auch das Hypokotyl die Kotyledonen aus dem Samen über die Erde, z. B. bei Pimpinella Anisum, Johrenia fungosa etc.

In der Familie der Ranunculaceen findet mehrfach die Keimung nach diesem Typus statt, so z. B. bei den Delphinium-Arten, bei welchen die Keimung von Naudin[3], Asa Gray, Darwin beobachtet wurde. Die Kotyledonenstiele, an ihrer Basis scheidig verwachsen, ziehen die Kotyledonen über die Erde; das erste Blatt durchbricht seitwärts die Scheide. Ebenso verhalten sich nach Irmisch Anemone[4] coronaria, alpina, Aconitum[5] Anthora, nach Bernhardi[6] Dodecatheon Meadia, Leontice altaica und vesicaria. Zugleich an andere Typen Anklänge zeigend, verläuft die Keimung von Limnanthes Douglasii (Fig. 5 *II a—b*; vergl. S. 547). Der Same ist eiförmig, endospermfrei und besitzt eine runzlige braunrothe Testa. Bei der Keimung wächst die Hauptwurzel anfangs wenig, das Hypokotyl ist deutlich entwickelt und verdickt sich wulstartig an der Basis. Bald aber hört das Wachsthum des Hypokotyls auf, die Basen der dickfleischigen Kotyledonen verlängern sich zu stämmigen Stielen, welche, jeder für sich, oft sehr ungleichzeitig die Kotyledonen aus dem Samen über die Erde schaffen. An ihrer Basis bilden die Stiele eine kurze Scheide, aus der später die ersten Laubblätter hervorbrechen.

Typus 5. Hauptwurzel während der Keimung wenig oder gar nicht wachsend; am Wurzelhals ein Kranz langer Wurzelhaare; sonst wie Typus 1.

---

1) Kirschleger, Über das Keimen von Chaerophyllum bulbosum, Flora 1845 Nr. 26; genauere Beschreibung bei Irmisch, Beiträge zur vergl. Morphologie der Pflanzen. Halle 1854, II, p. 22—23.

2) Vergl. Winkler, Die Keimblätter der deutschen Dikotylen. Abhandl. des Bot. Vereins Brandenburg XXVI. Nach W. bringt Chaerophyllum bulbosum an schattigen Standorten noch ein oder zwei Laubblätter in dem Keimungsjahre hervor, während an sonnigen trockenen Stellen das erste Jahr nur die Keimblätter vorhanden sind.

3) Naudin, in Journ. d. l. Soc. centrale d'hist. de France 1872 p. 153; Duchartre, Quelques mots sur la germination de Delphinium nudicaule. Bull. d. l. Soc. bot. de Fr. 1872, T. 19; Asa Gray, Botanical Textbook 1879, p. 22, citirt nach Darwin, Beweg. p. 66.

4) Irmisch, Bemerkungen über einige Ranunculaceen, Bot. Zeitg. 1856. No. 1.

5) Irmisch, Einige Bemerkungen über Aconitum Anthora. Abhandl. des naturw. Vereins Bremen III. 1873. p. 365.

6) Bernhardi, l. c. p. 573, 577; vergl. auch über Dodecatheon Mitten in Gardener's Chronicle 1871, p. 836.

Zu diesem Typus gehören eine große Reihe dikotyler Pflanzen, deren Keimung bisher nur wenig beachtet ist. Das geringe Wachsthum der Hauptwurzel ist bei manchen nur auf die kurze Zeit der Keimung beschränkt. Als Beispiel diene die Lobeliacee:

Clintonia pulchella (Fig. 8 *Ia*, *b*). Die kleinen eiförmigen Samen enthalten Endosperm, in dessen Mitte der gerade Embryo liegt. Bei der Keimung ist es vor allem das Hypokotyl, welches sich zuerst streckt, die anfangs nur wenig wachsende Wurzelspitze vor sich herstößt und sich abwärts in den Boden krümmt. Die Basis des Hypokotyls, wo sie in die Wurzel übergeht, ist etwas wulstartig verdickt und trägt einen Kranz von sehr langen Wurzelhaaren. Indem es durch dieselben festen Halt gewinnt, strebt jetzt das Hypokotyl aufwärts, zieht die Kotyledonen aus dem Samen und durchbricht mit ihnen die Erde. Allmählich fängt dann auch die Hauptwurzel an, lebhafter sich zu verlängern.

Diese Keimungsart zeigen eine Anzahl kleinsamiger Pflanzen. Aber in verschiedenem Grade ist das Wurzelwachsthum beschränkt. Übergangsformen stellen schon Eucalyptus globulus, Limnanthes Douglasii vor. Bei Bergenia bifolia, Selliera radicans, Veronica Beccabunga wächst die Hauptwurzel während der Keimung etwas früher und stärker als bei Clintonia, immer aber schwächer als bei den früheren Typen. Solche Fälle bilden den Übergang zu Clintonia, welcher sich Lobelia Erinus, Philadelphus coronarius, Frankenia hirsuta var. hispida, Triceratis glomerata, Jussiaea acuminata, longifolia anschließen. Bei den letzteren Pflanzen tritt auch bald mehr, bald minder deutlich die ringförmige Verdickung am Wurzelhals hervor, welche den Kranz der ersten Wurzelhaare trägt[1]). Diese Keimungsweise findet sich sehr häufig bei jenen Dikotylen, welche an feuchten über-

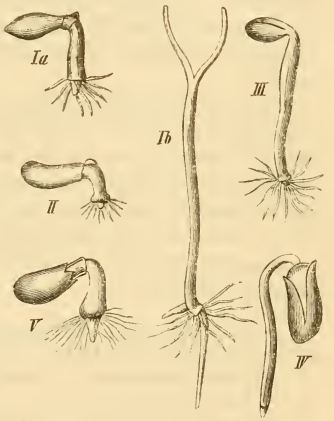


Fig. 8. Keimung der Dikotylen nach Typus 5; *Ia—b* Clintonia pulchella; *II* Elatine hexandra; *III* (1/2) Sempervivum patens; *IV* Phyllodoce taxifolia; *V* Anemiopsis californica.

1) Bei Villarsia parnassifolia ist auch das Wachsthum der Hauptwurzel bei der Keimung beschränkt; der Kranz von Wurzelhaaren ist aber nicht sehr distinct, insofern eine etwas größere Strecke des verdickten Wurzelhalses von Haaren bedeckt ist. Bei Limnanthemum nymphaeoides war ebenfalls eine größere Strecke an der Keimwurzel mit Haaren gleichmäßig bedeckt. Nach Figuren von Irmisch (Bot. Zeitg. 1861 Taf. IV Fig. 16—19) verhält es sich ebenso mit Menyanthes trifoliata; doch zeichnen sich die Wurzelhaare hier durch besondere Länge aus.

schwemmten Orten resp. im Wasser wachsen, z. B. bei Hippuris vulgaris, Lythrum Salicaria, Hyssopifolia, Heimia salicifolia, Ammannia latifolia, Isnardia palustris, Anemiopsis californica (Fig. 8 *V*) [1], Gratiola officinalis, Elatine hexandra (Fig. 8 *II*), Hydrolea spinosa, Glinus lotoides, nach Caspary [2] bei Bulliarda aquatica, nach Samsoe Lund [3] bei Batrachium heterophyllum. Bei den meisten dieser Pflanzen wächst nach dem Entfalten der Kotyledonen die Hauptwurzel zwar etwas in die Länge, hört aber bald ganz damit auf; Adventivwurzeln [4] treten für sie ein. Noch mehr verringert ist das Wachsthum der Hauptwurzel bei der Keimung von Bertolonia maculata, der europäischen Gesneracee Ramondia pyrenaica; sie wächst so gut wie nicht bei Phyllodoce taxifolia, bei welcher auffallenderweise auch der Kranz der Wurzelhaare an der Hypokotylbasis bisher nicht beobachtet werden konnte (Fig. 8 *IV*). Die äußersten Zellen der ganz kurzen kegelförmigen Wurzelspitze, welche an dem Hypokotyl sitzt, sind ein wenig papillenartig und scheinen eine schleimige Substanz auszuscheiden, da Erdtheilchen an ihnen kleben [5].

Noch bei einer andern biologisch ausgezeichneten Pflanzengruppe, den Fettpflanzen, finden wir dieselbe Art der Keimung. Bei Grammanthes gentianoides wächst die Wurzel im letzten Stadium der Keimung ein wenig, sehr gering bei Sempervivum patens (Fig. 8 *III*), Crassula albiflora. Rudimentär bleibt die Hauptwurzel bei Rhodiola rosea, nach Heiberg [6] bei Umbilicus pendulinus. Hier schließen sich in ihrer Keimung auch die Cacteen an; doch sind dieselben ihrer häufig rudimentären Kotyledonen wegen erst später zu betrachten.

---

1) Diese Pflanze besitzt eine sehr deutliche Verdickung des Wurzelhalses; während bei Gratiola officinalis keine solche Verdickung beobachtet wurde. An der später stärker wachsenden Hauptwurzel der zuletzt genannten Pflanze fanden sich bis dicht zur Wurzelhaube Wurzelhaare, ein seltener Fall bei Sumpf- und Wasserpflanzen.

2) Caspary, Bulliarda aquatica Schrift. der phys.-ökon. Gesell. Königsberg I. p. 66—67 Taf. VII Fig. 56—58.

3) Samsoe Lund, in Botanisk Tidskrift Bd. V, p. 5 (citirt nach Warming, Bot. Notizen p. 204).

4) Die späteren Wurzeln der Wasserpflanzen entbehren häufig vollständig der Wurzelhaare, z. B. Elatine hexandra, Villarsia parnassifolia, nach Schwarz (Tübing. Unters. I p. 167) auch Menyanthes trifoliata, Limnanthemum nymphaeoides, Hippuris vulgaris L.

5) Während der eigentlichen Keimung verhalten sich Streptocarpus polyanthus und Rexii wie Ramondia; die Hauptwurzel ist aber ganz rudimentär, die Hypokotylbasis, verbreitert, trägt einen Kranz von Wurzelhaaren. Erst später tritt das so ungleiche Verhalten der beiden Kotyledonen ein, vergl. darüber Caspary, Über die Keimung von Streptocarpus polyanthus; Verhandl. der niederrh. Gesell. f. Natur- und Heilk. Bonn 1858, Hielscher, Anat. u. Biol. d. Gatt. Streptocarpus. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. III. Hft. 1.

6) Heiberg, Etude morphologique sur l'Umbilicus pendulinus et sur les espèces voisins. Ann. d. Sc. nat. Sér. V, 1865, T. 4.

B. Kotyledonen unterirdisch.

Im Verhältnis zu den bisher besprochenen Fällen ist es nur eine kleine Anzahl von Dikotylen[1]) und Gymnospermen, bei welchen die Kotyledonen nur als Reservestoffbehälter dienen und unter der Erde bleiben. Im Allgemeinen verläuft die Keimung sehr gleichmäßig. Beschreibungen davon finden sich reichlich in der Literatur. Hier mögen die wesentlichsten Momente im Überblick gegeben werden.

In den meisten Fällen wächst vom Beginn der Keimung an die Hauptwurzel lebhaft in die Länge und wird dick und kräftig. Bei Megarrhiza[2]) dagegen wächst die Wurzel nach Asa Gray und Darwin erst dann, wenn die Kotyledonarstiele eine Strecke tief in die Erde gedrungen sind. Auch bei einigen Wasserpflanzen wie Nuphar[3]), Nymphaea, Victoria ist das Wachsthum der Hauptwurzel in der ersten Keimungszeit sehr gering; ihre Funktionen werden von dem Kranze langer Wurzelhaare erfüllt, welche am Wurzelhals gleich, sowie der Keimling aus dem Samen hervortritt, erscheinen (Fig. 9 *I*). Ganz rudimentär ist die Wurzel bei Nelumbium[4]), bei dessen Keimung sie überhaupt nicht hervortritt. Auch der Kranz der Wurzelhaare fehlt hier.

Die Wurzeln der meisten hypogäisch keimenden Pflanzen sind dicht mit Wurzelhaaren bedeckt; doch bei Vangueria edulis (Fig. 9 *II*) fand ich an der sehr kräftigen Keimwurzel keine Spur davon[5]).

Das Hypokotyl bleibt in allen Fällen sehr kurz, tritt aber doch mehrfach als ein sehr dicker stämmiger Theil hervor, besonders bei der Mandel, bei welcher er gegen die Fruchtschale oft angepresst wird. Sehr viel wichtiger ist aber hier das Epikotyl, resp. das dasselbe ersetzende erste Blatt, welches zwischen den im Samen steckenden Kotyledonen herausgezogen

---

1) Eine Zusammenstellung der hypogäisch keimenden Dikotylen der deutschen Flora giebt Winkler, Flora 1880, No. 22.

2) Asa Gray, Botanical Textbook 1879; citirt nach Darwin, Bewegungsv. p. 67.

3) Über Keimung von Nymphaeaceen, vergl. Titmann, Über die Keimung einiger Wassergewächse, in Denkschrift. der bot. Gesell. Regensburg, 1822, Tab. I, II; Treviranus, Observationes circa germinationem in Nymphaea et Euryale, Abhandl. d. k. Akad. d. Wiss. München, V, II, p. 397—403, Tab. I; Trecul, Recherches sur la structure et le développement du Nuphar luteum. Ann. d. Sc. nat. Sér. III, T. IV, 1845, Tab. 13 Fig. 50, 51; id., Etudes anatomiques sur la Victoria regia; ebenda Ser. IV, T. I, 1854, Tab. 14 Fig. 11, 12.

4) Poiteau, Mémoire sur l'embryon des Graminées, des Cyperacées et du Nelumbo. Archives du Mus. XIII, p. 397; Mirbel, Observations anat. et physiol. sur le Nelumbo nucifera. Arch. du Mus. XIII, p. 474; Trecul, Etudes anatomiques etc. p. 159.

5) An der sehr dicken und kräftigen Wurzel des Keimlings von Arachis hypogaea fand ich ebenfalls nur sehr wenige Wurzelhaare; die sehr lebhaft besonders in die Länge wachsende Keimwurzel von Cicer arietinum zeigte an den beobachteten Exemplaren keine Haare.

werden muss. Es ist bekannt, wie die letzteren dickfleischig, von weißlicher oder gelblicher Färbung sind; sie zeigen sich bei Aesculus, Castanea, sehr fest aneinander gepresst, fast ein Stück bildend, in manchen Fällen mit ihren Spitzen verwachsen, wie bei vielen Cycadeen[1], Ginkgo biloba[2], seltener, wie bei Zamia[3] (muricata), der ganzen Fläche nach mit einander verschmolzen. Die Basen der Kotyledonen verlängern sich während der Keimung stielartig und zwischen diesen Stielen drängt sich dann das Epikotyl hervor. Sehr kurz sind diese Stiele bei der Erbse[4], den Vicieen; schon länger und deutlicher hervortretend bei Aesculus[5], Castanea, Juglans regia[6]. Bei Vangueria edulis treten die Stiele als mehrere Centimeter lange fleischige, anfangs fest aneinander liegende Organe hervor (Fig. 9 *II*). Sehr lang sind auch bei manchen Eichen[7] die Stiele. Am ausgebildetsten erscheinen sie aber bei Megarrhiza californica[8], bei welcher sie, sehr weit scheidig verwachsen, in Form einer langen Röhre tief in den Erdboden drin-

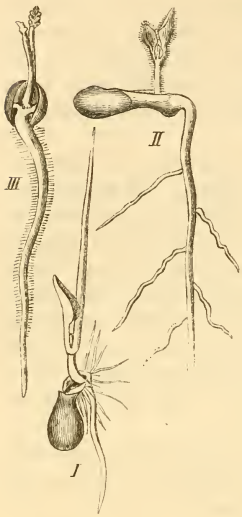


Fig. 9. Hypogäische Keimung bei Dikotyleu; *II* (1/2) Nymphaea amazonica, an der Basis der beiden etwas aus dem Samen heraustretenden Kotyledonen ein Kranz langer Wurzelhaare; das erste Laubblatt noch ganz lineal; *II* (1/2) Vangueria edulis, die horizontal gewachsenen dickfleischigen Stiele der Kotyledonen bilden eine Scheide, aus der das Epikotyl hervorgebrochen ist; *III* (1/2) Acanthus mollis, die beiden Kotyledonen durch das Hypokotyl auseinandergeklappt; zwischen ihnen erheben sich die ersten Blätter.

1) Über die Keimung der Cycadeen vergl. Du Petit-Thouars, Histoire des végétaux recueillis sur les îles de France 1804 (Cycas madagascaria). Miquel, Monographia Cycadearum 1842, p. 16, Tab. II Fig. *i*; Karsten, Organographische Betrachtungen der Zamia mexicana. Abh. d. k. Akad. d. Wiss. Berlin 1856, Taf. II Fig. 1, Taf. VII Fig. 1. Schacht, Lehrbuch d. Anat. u. Phys. 1859, II. Fig. 154; Warming, Undersøgelser og Betragtninger over Cycadeerne. Overs. ov. d. K. D. Vidensk. Selsk. For. 1877, Taf. IV Fig. 20.

2) Strasburger, Coniferen und Gnetaceen, p. 320—334.

3) Nach Warming, l. c. sind die Kotyledonen der Zamia bisweilen ganz frei, bisweilen ganz verwachsen.

4) Tittmann, Über das Keimen der Pflanzen 1821, Taf. 24, 25, 26; Pyr. de Candolle, Mémoires sur les Légumineuses 1825, p. 102—104. Taf. XV.

5) Über Keimung von Aesculus vergl. Tittmann, Über den Embryo des Samenkorns und seine Entwicklung. Dresden 1817, p. 92—94.

6) Schacht, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse, 1854, p. 105, Taf. VIII Fig. 9—17.

7) Engelmann, The Acorns and their germination. Transact. of the Acad. of Science of St. Louis. Vol. IV, No. 1.

8) Asa Gray und Darwin l. c.

gen, ihrer ganzen Länge nach mit Haaren besetzt, welche die Funktionen der Wurzelhaare besitzen.

Das Epikotyl, resp. die ersten Blätter bei Zamia spiralis, Acanthus-[1] Arten erheben sich aus der Scheide der Kotyledonarstiele stets an dem Gipfel eingekrümmt und durchbrechen in dieser Lage auch den Erdboden. Eine besondere Art des Hervortretens des ersten Blattes findet bei Acanthus mollis statt. Hier (Fig. 9 *III*) werden nur ganz kurze Stiele der Kotyledonen gebildet; dafür werden durch das kurze, aber sehr stämmige Hypokotyl die beiden Kotyledonen auseinandergedrängt, gleichsam gespalten, wobei die häutig lederartige Testa zerreißt. Dadurch wird für das Aufwärtswachsen der ersten Blätter der Weg gebahnt.

Im Allgemeinen ist der Unterschied zwischen der hypogäischen und epigäischen Keimungsart scharf ausgesprochen, Übergangsstufen sind aber mehrfach vorhanden. Sehr zahlreiche solcher Übergangsformen finden wir bei den Papilionaceen[2]. Von den laubblattähnlichen Kotyledonen der Trifolieen, Genisteen zu den fleischigen, sich noch stark vergrößernden grünen Kotyledonen von Lupinus, von diesen zu den zwar noch über die Erde tretenden und ergrünenden, aber sehr fleischigen und nicht weiter wachsenden Kotyledonen von Phaseolus vulgaris[3] geht der Übergang allmählich zu dem hypogäisch keimenden Phaseolus multiflorus, dessen Kotyledonen am Lichte noch ergrünen, ebenso wie es nach Trotzky[4] diejenigen von Citrus, nach Warming[5] die der Erbse vermögen. Diese Fähigkeit des Ergrünens besitzen jedoch nicht mehr die Keimblätter der Vicieen. Winkler[6] beobachtete, dass die sonst unterirdisch bleibenden Kotyledonen von Dentaria, Mercurialis perennis ausnahmsweise über den Erdboden treten und zu kleinen grünen Blättchen sich ausbilden können, während nach Irmisch[7] die gewöhnlich oberirdischen Keimblätter von Clematis recta bei manchen Individuen unter der Erde bleiben.

---

1) Darwin, Bewegungsv. p. 65.

2) Vergl. besonders die Darlegung bei Haberlandt, Schutzeinrichtungen p. 95; auch in betreff des anatomischen Baues drückt sich der allmähliche Übergang deutlich aus.

3) Vergl. Bouché, Bot. Zeitg. 1852, p. 735; Winkler, Kleinere morphologische Mittheilungen. Abh. d. Bot. Vereins Brandenburg XVIII, 1876 p. 100.

4) Trotzky, De plantarum phanerogamarum germinatione; Diss. inaug. Dorpat 1832, p. 44.

5) Warming, Den almind. Botanik, p. 174.

6) Winkler, Die Keimblätter, p. 32; auch Wittrock hat die gleiche Erscheinung bei Paeonia beobachtet, Några bidrag till det hypokotyla internodeits samt hjertbladens morfologi och biologi. Stockholm 1882 (citirt nach Winkler).

7) Irmisch, Bot. Zeitg. 1858, p. 235.

II. Dikotyle Samenpflanzen, von deren Kotyledonen einer oder beide rudimentär sind.

Die abweichenden Fälle der Keimung dikotyler Pflanzen, welche im Folgenden zu erwähnen sind, wurden schon vielfach in der Literatur beschrieben.

Lange schon bekannt sind die rudimentären Kotyledonen vieler Cacteen [1]). Die kleinen Samen z. B. von Mamillaria micrantha sind endospermfrei und keimen leicht. Dabei wächst zuerst das dickfleischige Hypokotyl und krümmt sich abwärts, an seiner Basis die anfangs kaum wachsende Wurzelspitze vor sich herschiebend. An der Grenze beider entsteht ein Kranz längerer Wurzelhaare [2]), welche den Keimling befestigen. Dann richtet sich das Hypokotyl auf, streift die Samenschale ab; an seiner Spitze treten die Kotyledonen als zwei fast halbkreisförmige Wülste hervor, die eine mittlere Vertiefung umschließen, in welcher die Knospe sich befindet. Je nach den Arten sind in verschiedenem Grade die Kotyledonen rudimentär; vergl. darüber Darwin. Es giebt Formen mit gut ausgebildeten Kotyledonen, wie besonders die Opuntia- [3]) Arten zeigen.

Sehr auffallend tritt die Verkümmerung der Kotyledonen bei vielen phanerogamen Parasiten auf, welche ja auch nach andern Beziehungen in mittelbarer Folge ihrer Lebensweise vom normalen Typus abweichen. So sehen wir nach den Beobachtungen Caspary's [4]) bei der Keimung der Orobanchen den undifferenzirten Embryo zu einem fadenförmigen Körper heranwachsen, ohne Wurzel, ohne Kotyledonen, welcher in die Nährwurzel, welche er erfasst, mittelst Haustorien eindringt. In ähnlicher Weise gestaltet sich der Keimungsprocess des merkwürdigen Cynomorium coccineum nach Weddell [5]) und nach den Angaben von Hooker [6]) die Entwicklung des Samens von Balanophora involucrata, bei welcher der Keimling eine Zell-

---

1) Über die Keimung der Cacteen vergl. Pyr. de Candolle, Organographie végétale, 1827, II, p. 102; Zuccarini, Plantarum novarum etc. Fasc. III, Cacteae; Abhandl. d. k. bay. Akad. Bd. II, 1837, p. 652; Miquel, Sur la germination des Melocactus, Ann. d. Sc. nat. Sér. II. T. XIV p. 62—63; Duvernoy, Untersuchungen über Keimung, Bau und Wachsthum der Monokotylen, Stuttgart 1854, p. 8, Taf. I Fig. 8—10; Irmisch, Über die Keimpflanze von Rhipsalis Cassytha, Bot. Zeitg. 1876, p. 193.

2) Diese Haare sind von Zuccarini wie auch von Irmisch beobachtet werden; von letzterem wurde ihre Funktion als Befestigungsapparat der Keimpflanze hervorgehoben.

3) Zuccarini, l. c.; Schacht, Lehrbuch der Anat. und Phys. II, Fig. 283.

4) Caspary, Über Same, Keimung, Species und Nährpflanzen der Orobanchen, Flora 1854, p. 582, Tab. III.

5) Weddel, Mémoire sur le Cynomorium coccineum, Archives du Muséum T. X, 1860, Tab. XXVI Fig. 14—23.

6) Hooker, On the structure and affinities of Balanophorae. Linn. Transact. Vol. XXII p. 3 Taf. 6.

masse ohne Differenzirung darstellt, die, sitzend auf der Wurzel der Nährpflanze, mit dem Gewebe derselben in innigste Verbindung tritt. Bei den Cuscuteen[1]) wird aus dem Embryo ein dünner, fadenförmiger Körper, dessen Radikularende etwas keulig verdickt ist; bei Cuscuta tenuiflora beobachtete ich daran zahlreiche kleine Härchen. Nach Uloth bemerkt man bei Cuscuta compacta, vulgivaga, chilensis an der Stammspitze des Keimlings zwei kleine Schüppchen, Rudimente der Kotyledonen; solche finden sich nicht mehr bei Cuscuta europaea, Epilynum, Epithynum.

Gegenüber diesen parasitischen Formen ist bei andern die Verkümmerung der Kotyledonen eine viel geringere, so z. B. bei den Loranthaceen. Allerdings bei dem auf antarktischen Fagus-Arten schmarotzenden Myzodendron punctulatum, brachystachyum sind nach Hooker[2]) die Kotyledonen verschmolzen und bilden eine Höhle, in der die Plumula sitzt. Andere Loranthaceen haben Embryonen mit normal ausgebildeten Kotyledonen, wie z. B. Passowia odorata[3]), welche auf Leguminosen, Nerium, Citrus schmarotzt, ebenso die Mistel[4]), Loranthus-Arten. Bei allen diesen Formen wächst in der ersten Keimungszeit nur das Hypokotyl, welches vermöge seines negativen Heliotropismus[5]) sich gegen die Nährpflanze hinkrümmt; erst nach Berührung mit ihr wächst die Wurzel, in das Gewebe eindringend. In der Keimung sich ganz an die typischen Fälle anschließend, verhalten sich die Thesium-[6]), Rhinanthus-Arten.

Bei den saprophytischen Formen, welche den parasitischen in mancherlei Richtungen gleichen, kennt man die Keimung sehr wenig genau. Von Monotropa hat Drude[7]) in freier Natur Keimpflanzen gefunden,

---

1) Die fadenförmige Natur des Keimlings ist schon von Linné und Gouan im vorigen Jahrhundert erkannt worden; vergl. Solms-Laubach, Über den Bau und die Entwickelung parasitischer Phanerogamen, Pringsheim's Jahrb. VI, p. 588. Beschreibung der Keimung bei Schacht, Beiträge zur Anat. und Phys. 1854, p. 167, und besonders bei Uloth, Beiträge zur Physiologie der Cuscuteen Flora, 1860, Nr. 17—18. Die neueste Beschreibung giebt Koch, Die Klee- und Flachsseide, Heidelberg 1880, p. 7—16.

2) Hooker, Flora antarctica XXII, Loranthaceae p. 301—303, Taf. CVI Fig. 1—11; vergl. auch id., Sur le Myzodendron in Ann. des Sc. nat. Sér. III T. V. 1846, p. 202.

3) Karsten, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Loranthaceen. Bot. Zeitg. 1852 p. 321.

4) Über die Keimung der Mistel existirt eine sehr große Literatur; vergl. die Übersicht bei Solms-Laubach, l. c. p. 627. Über Loranthus uniflorus Mirbel, Ann. du Muséum T. XVI pl. 21; Gaudichaud, Recherches générales etc. Tab. VII Fig. 40; über Lor. longiflorus Scott, Bot. Zeitg. 1874 Nr. 9.

5) Entdeckt wurde der negative Heliotropismus durch Dutrochet, Recherches anatomiques et physiologiques 1824, p. 92; er glaubte aber nebenbei noch an eine Anziehungswirkung des Substrates. Erst Pitra, Bot. Zeitg. 1861, p. 55—56, führte die Krümmung ausschließlich auf die Lichtwirkung zurück.

6) Über die Keimung von Thesium-Arten vergl. Irmisch, Kurze botanische Mittheilungen, Flora 1853, p. 522; Solms-Laubach, l. c. p. 538.

7) Drude, Die Biologie von Monotropa Hypopitys und Neottia Nidus avis 1873, p. 53.

welche nur aus Wurzelorganen bestanden. Über die Keimung von Pirola-Arten[1]), welche wohl wahrscheinlich sich nebenbei auch saprophytisch ernähren, ist ebenfalls sehr Weniges bekannt.

Während in den bisher erwähnten Fällen es sich um ein Verkümmern beider Kotyledonen handelt, tritt in andern eine Ungleichheit in dem Verhalten der beiden Samenlappen ein. Dieselbe kann nach zwei verschiedenen Richtungen ausgebildet sein, welche sich allerdings vielfach berühren. Entweder entwickeln sich die Kotyledonen ungleichzeitig oder ungleichartig.

Bei jenen Pflanzen, bei welchen die Stiele die Keimblätter über die Erde bringen, findet bisweilen die Erscheinung statt, dass der eine derselben früher hervortritt und sich entfaltet als der andere. In geringem Maße geschieht es bei Limnanthes Douglasii, sehr auffallend nach Warming[2]) bei Dentaria bulbifera, bei welcher der eine Kotyledon als grünes Blatt schon vollkommen ausgebildet sein kann, während der andere noch ganz klein und gelb gefärbt in der Erde steckt. Sehr deutlich tritt eine solche ungleichzeitige Entwickelung auch bei Stylidium adnatum auf, welches nach Scrobischewsky[3]) einen undifferenzirten Embryo besitzt. Bei der Keimung desselben entwickelt sich der eine Kotyledon viel früher als der andere. Stellt man sich nun vor, dass die Ausbildung des einen Kotyledon schon bei der Anlage des Embryo und dann bei der Keimung noch mehr hinter der des andern zurückbleibt, so erscheint der zuerst allein am Keimling ausgebildete Kotyledon als der einzige, während der andere bei seiner späteren Entwicklung nach der Keimung zu dem ersten Blatte wird. Diese Verhältnisse zeigen Cyclamen, Abronia, Pinguicula, von welchen die einen Forscher sagen, sie hätten einen, die andern, sie hätten zwei, die dritten, sie hätten keine Kotyledonen. Auf den interessanten Verlauf der Keimung bei Abronia umbellata hat schon Darwin[4]) hingewiesen, wenn er auch darin irrt, der Pflanze einen verkümmerten Kotyledon zuzuschreiben. Aus den nebenstehenden Figuren (Fig. 10 *a*—*d*) ist es ersichtlich, wie der Keimling die Fruchtschale durchbricht, wie das Hypokotyl mit der starken Verdickung an der Basis sich an die untere Fruchtwand fest anstemmt. Der eine Kotyle-

---

1) Irmisch, Flora 1855, p. 634, beschreibt ältere Keimpflanzen, welche eine Hauptwurzel zeigten und ein Stämmchen, an welchem mehrere alternirende Schuppenblätter und darauf folgende Laubblätter saßen. Winkler, Die Keimblätter etc. p. 30, giebt an, die Pirolaceen hätten keine Kotyledonen, doch scheint er sich nur auf die Angaben von Irmisch dafür zu berufen.

2) Warming, Smaa biologiske og morfologiske Bidrag, Botanisk Tidskrift, 3 R. 1. B. 1876, p. 84.

3) Wl. Scrobischewsky, Über die Keimung von Stylidium adnatum. Referat in Just Jahresbericht, IV, p. 439. Allerdings bleibt auch später in der Größe der Kotyledonen eine gewisse Ungleichheit bestehen.

4) Darwin, Bewegungsvermögen, p. 79. In der Keimung verhalten sich übrigens andere Arten genau in derselben Weise, so z. B. Abronia arenaria, grandiflora.

don, gut ausgebildet, tritt zuerst hervor, das Endosperm mit sich nehmend. Erst über der Erde entwickelt sich der andere[1]), welcher nur als kleiner Höcker vorher angedeutet war.

Wesentlich die gleiche Erscheinung zeigt sich auch bei der viel beschriebenen Keimung von Cyclamen[2]) und ich stimme ganz der Auffassung Gressner's bei, welcher auch an dem Embryo den zweiten, sich erst später entwickelnden Kotyledon als kleinen Zellhöcker nachgewiesen hat. Ebenso ist es bei Pinguicula[3]) vulgaris, nur dass hier der zweite Kotyledon erst während der Keimung deutlich angelegt wird und sich zum Blatte entwickelt.

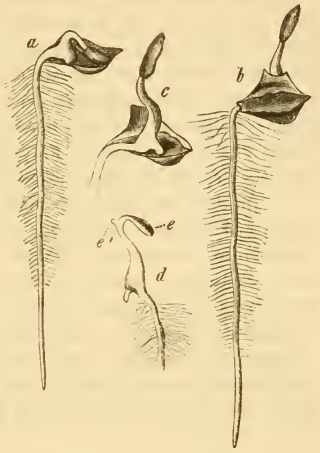


Fig. 10. Keimung von Abronia umbellata; bei *a* und *c* die Fruchtwand an der einen Seite aufgeschnitten; *d* der Keimling aus der Frucht herausgenommen; *e* der ausgebildete, *e'* der in der Entwicklung zurückgebliebene Kotyledon.

In einer zweiten Reihe von Fällen tritt mehr die ungleichartige Größenentwicklung der Kotyledonen hervor, welche schließlich zu einer Verkümmerung des einen derselben führen kann. Ungleich groß sind in geringem Grade die Kotyledonen mancher Pflanzen wie der Nyctagineen, von Raphanus etc. Viel deutlicher ist der Unterschied nach Darwin[4]) bei Citrus

1) Auf diese spätere Entwicklung des zweiten Kotyledon hat schon Irmisch kurz aufmerksam gemacht. Flora 1856, p. 692 Anmerk.

2) Über Keimung von Cyclamen vergl. Mirbel in Ann. du Muséum 1811, T. XVI, Taf. 21. Duvernoy, Unters. 1839, p. 9, Taf. I Fig. 1—7; letzterer hat schon richtig auf die beiden Kotyledonen aufmerksam gemacht; Schacht, Lehrbuch der Anat. u. Phys. 1859, II., Fig. 127; Gressner, Zur Keimungsgeschichte von Cyclamen, Bot. Zeitg. 1874, Nr. 51—52. Winkler, Bot. Zeitg. 1875, p. 486, meint, Cyclamen habe keine Kotyledonen.

3) Über Keimung von Pinguicula vulgaris vergl. Treviranus, Hat Pinguicula zwei Kotyledonen? Bot. Zeitg. 1848, Nr. 24. Tr. meint, Pinguicula habe weder Kotyledonen noch Wurzeln. Buchenau, Morphologische Studien an deutschen Lentibularieen, Bot. Zeitg. 1865, p. 64, zeigt, dass eine Hauptwurzel vorhanden und am Embryo nur ein Kotyledon deutlich angelegt ist; vergl. Caspary in Schrift. d. phys.-oek. Gesellschaft Königsberg VIII, 1867, Sitzber. p. 16—17. Bei Pinguicula grandiflora findet sich nach Dickson, On the development of the flower of Pinguicula, Transact of the Royal Soc. of Edinburgh, Bot. Zeitg. 1870, p. 221, nur ein ausgebildeter, an der Spitze tief getheilter Kotyledon, während bei P. caudata und lusitanica 2 Kotyledonen vorhanden sind. Bei letzterer Species fand dieses schon A. de St.-Hilaire, Flora 1839, p. 291.

4) Darwin, Bewegungsvermögen, p. 78.

Aurantium, auffallender nach Jussieu [1]) bei Hiraea, nach Oudemans bei Dryobalanops Camphora [2]). Bei Pachira aquatica [3]), einer Bombacee, ist der eine Kotyledon dickfleischig, der andere ist sehr klein und fällt früh ab. Einen noch höhern Grad der Verkümmerung zeigt Carum bulbocastanum [4]), welches im Samen noch die deutliche Anlage eines zweiten Kotyledon besitzt, bei der Keimung aber nur ein einziges über die Erde tretendes Keimblatt entwickelt. Hieran schließen sich wohl die andern Fälle von Bunium creticum [5]), petraeum [6]), Corydalis-Arten [7]), Ficaria ranunculoides [8]). Ob bei diesen Pflanzen der andere Kotyledon im Samen in irgend welcher Weise noch angelegt ist, ist nicht bekannt [9]).

Zum Schlusse sind noch einige merkwürdige Fälle von der Keimung dikotyler Pflanzen zu erwähnen, welche meist sehr isolirt dastehen. Viel besprochen ist die eigenartige Entwicklung des Keims von Rhizophora Mangle, von dessen Samen es seit lange bekannt ist, dass er am Baume selbst keimt. Wir verdanken Warming [10]) eine ausführliche Keimungsgeschichte, nach welcher der Keim nur einen ganz umfassenden, oben haubenförmig geschlossenen Kotyledon besitzt, welcher in der Frucht sitzen bleibt, während das bei der Keimung stark verlängerte Hypokotyl mit der Plumula an der Spitze sich loslöst und zu Boden fällt. Eine Hauptwurzel wird nicht ent-

---

1) Jussieu, Mémoire sur les Malpighiacées, Archiv. du Muséum T. III, 1843, p. 77, Taf. XIX Fig. 30. Ungleiche Größe der Kotyledonen haben auch manche Urticaceen wie Albrandia etc., vergl. Gaudichaud, Recherches l. c. p. 13. Allerdings ist die Keimung dieser Pflanzen nicht genauer bekannt, man weiß nicht, wie bei der Keimpflanze die Kotyledonen sich verhalten.

2) Oudemans, Structure de l'arbre à Camphre de Sumatra. Ann. des Sc. nat. Sér. IV, 1856, T. 5. Tab. 4 Fig. 1—8.

3) Irwin Lunch, On the seedstructure and germination of Pachira aquatica. Just Jahr. VI, p. 93. Bei anderen Arten ist nach L. der Größenunterschied nicht so auffallend.

4) Über den einen Kotyledon bei Carum bulbocastanum vergl. Treviranus, Symbol. phyt. I, § 1; Keimung beschrieben bei Bernhardi, Linnaea 1832, p. 573; ausführlicher bei Irmisch, Beitr. zur vergl. Morph. 1854, p. 17—19. Über den rudimentären Kotyledon vergl. Hegelmaier, Zur Embryologie von Carum bulboc., Bot. Zeitg. 1875, p. 75.

5) Irmisch, Bot. Mittheil. Flora 1858, Nr. 21.

6) Bernhardi, l. c. p. 575.

7) Bischoff, Beobachtungen über den eigenthümlichen Gang des Keimens bei Corydalis-Arten, Linnaea 1833, p. 154—157; Bernhardi, l. c.; Irmisch, Über einige Fumariaceen, Abhandl. d. Naturf. Gesell. Halle, Bd. VI, 1862.

8) Irmisch, Beiträge zur vergl. Morphol. 1854, I.; van Tieghem, Observations sur la Ficaire. Ann. d. Sc. nat. Sér. V, 1866, T. 5.

9) In Bot. Zeitg. 1878, p. 367 theilt Junger mit, dass Berardia subacaulis Vill., Centaurea Kerneriana Janka, Syncleisis aconitifolia Maxim. ebenfalls nur einen Kotyledon besitzen sollen; doch ist Genaueres nicht bekannt.

10) E. Warming, Tropische Fragmente in Engler's Bot. Jahrbücher IV, p. 534—537 Taf. VII und VIII; vergl. darin auch die ältere Literatur.

wickelt; aus der Basis des Hypokotyls brechen zahlreiche Wurzeln hervor, welche den Keimling befestigen.

Nach anderer Hinsicht merkwürdig ist die Keimung von Trapa natans[1]). Das Hypokotyl, stark verlängert, richtet sich auf; eine Hauptwurzel wird nicht entwickelt. Der eine Kotyledon groß, dick, fleischig, bleibt im Samen und streckt nur seinen Stiel hervor; der sehr viel kleinere, andere tritt heraus und wird zu einem scheidenartigen Blatte, neben welchem später die Stammknospe hervorwächst. Vollkommen ohne jede Analogie bisher erscheint die Keimung von Utricularia[2]), deren Embryo nicht die gewöhnliche Sonderung in Wurzel, Stämmchen, Kotyledonen zeigt, aus dessen einem Ende bei der Keimung 6—12 blattähnliche Organe, sowie eine kugelförmige Stammspitze hervorsprossen, aus welcher der Hauptstengel sich entwickelt.

Wenig genau bekannt sind noch eine Anzahl abweichender Keimungsformen, so besonders diejenigen vieler Guttiferen; Planchon[3]) und Triana haben darauf hingewiesen. Bei der einen Gruppe dieser tropischen Gewächse sind Kotyledonen zwar vorhanden, aber sehr klein. Bei Xanthochymus dulcis[4]) und andern besteht dagegen die Hauptmasse des Embryo aus der zwiebelartigen Radicula ohne Kotyledonen, deren eines Ende zu der früh vergänglichen Hauptwurzel wird, während das andere sich zu einem gablig sich theilenden Fortsatz verlängert. Der eine Zweig richtet sich auf und wird zum Stämmchen, mit Schuppenblättern besetzt, der andere gestaltet sich zur bleibenden Wurzel. Es wäre interessant, Ausführlicheres über diese Keimungsformen zu erfahren, ebenso wie über die Keimung von Lecythis[5]), Bertholletia[6]), bei welchen der Embryo eine zusammenhängende Masse ohne deutliche Kotyledonen darstellt. Wahrscheinlich schließen sich diese Fälle an die von Treub[7]) genau untersuchte Barringtonia Vriesii an.

---

1) Eine der älteren besseren Beschreibungen bei Tittmann, Flora 1818 p. 593—600. Vergl. ferner Pyr. de Candolle, Organogr. végétale 1827, p. 107—108 Taf. 55; eine der ausführlichsten neueren Beschreibungen bei Barneoud, Mémoire sur l'anatomie et organogénie du Trapa natans in Ann. des Sc. nat. Sér. III, T. IX, p. 222, pl. 12—15; vergl. auch Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1882, p. 859, Fig. 396.

2) Warming, Bidrag till Kundskaben om Lentibulariacee. Videnskabl. Meddel. Kjøbenhavn 1874 Nr. 5—7. Kamienski, Vergl. Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Utricularien. Bot. Zeitg. 1877 Nr. 48.

3) Planchon et Triana, Mémoire sur la famille des Guttifères. Chapitre II. Ann. d. Sc. nat. Sér. IV, T. 16. 1862.

4) Planchon l. c. 1860. T. 14. Taf. 17, Fig. 15.

5) Du Petit-Thouars, Essais sur la végétation; übersetzt von Voigt, in dessen Uebersetzung von Richard's Analyse du fruit. Leipzig, 1811. p. 114—118; vergl. auch Richard ebenda p. 96.

6) M. le Comte de Tristan, Note sur la germination du Bertholletia, Archives de Bot. Paris 1833. T. II. Referat in Linnaea 1835—36, X. Literaturber. p. 129.

7) Treub, Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule. Ann. du jardin bot. de Buitenzorg. III, 1883.

Der Embryo dieser Pflanze besitzt weder Wurzel noch Kotyledonen und besteht nur aus dem massig entwickelten Stammglied, an dessen oberem Ende spiralig angeordnete, schuppenförmige Blattanlagen sitzen. Bei der Keimung entwickelt sich der Embryo zu einem normalen beblätterten Stengel, aus dessen unterem Ende Adventivwurzeln hervortreten.

III. Samenpflanzen mit einem Kotyledon (Monokotyledonen).

Die Monokotyledonen bilden eine nach vielen Beziehungen von den Dikotylen streng gesonderte Gruppe und so sehen wir auch in der Keimung den Unterschied beider Klassen fast immer sehr auffallend hervortreten, so dass auch bis heute noch die durch JUSSIEU eingeführte Unterscheidung mono- und dikotyler Pflanzen sich als die beste erwiesen hat, trotz mannigfacher Versuche andere Differenzen als allgemeiner geltende anzunehmen. Man muss sagen, dass man bis jetzt merkwürdig wenige wirkliche Uebergangsformen kennt; denn die sog. pseudomonokotylen Dikotylen schließen sich, wie früher dargelegt, ganz an die typischen Fälle der letzteren an. Es ist weniger die Einzahl, welche so charakteristisch ist, als die besondere Ausgestaltung des Kotyledons mit der seitlich in seiner Scheide sich bildenden Stammknospe. Uebrigens kann man ja wohl verschiedener Meinung über die morphologische Bedeutung dieses Kotyledons sein, ihn bald als Blatt, bald als Stammorgan, bald als etwas Besonderes auffassen, wenn auch die Annahme seiner Blattnatur am nächsten liegt.

Etwas auffallender als bei den Dikotylen, im Zusammenhange damit, dass sich innerhalb der Monokotylen eine Reihe für sich abgeschlossener Formenkreise finden, bemerken wir bei ihnen mehrfach, dass die Keimung in ganzen Gruppen gleichartig und für sie charakteristisch verläuft, wie z. B. bei den Gramineen, Cyperaceen, Orchideen.

Wie bei den Dikotylen will ich auch hier der leichteren Übersicht wegen die Mannigfaltigkeit der Keimungsarten nach gewissen Typen gliedern.

Typus 1. Hauptwurzel zuerst hervortretend, meist lebhaft wachsend. Kotyledon bleibt mit dem einen Ende im Samen stecken, tritt mit dem andern heraus, und bildet eine verhältnismäfsig kurze Scheide.

Nach diesem Typus, welchem sich der folgende aufs engste anschließt, verläuft die Keimung bei einer sehr großen Anzahl der Monokotylen, besonders bei vielen Liliaceen, Amaryllideen, Palmen. Ein Beispiel möge zur Erläuterung dienen.

Iris Pseudacorus (Fig. 11 *Ia—b*). Die dreieckigen, etwas flach gedrückten Samen besitzen innerhalb des hornigen Endosperms einen cylindrischen, leicht gekrümmten Embryo, in dessen unterem Drittel über der kurzen Radicula die Scheidenhöhle mit der ersten Blattanlage sich findet (Fig. *Ia*).

Bei Beginn der Keimung tritt die Hauptwurzel zuerst heraus, kräftig wachsend, die erste Zeit ohne Wurzelhaare, welche auch später nur sehr spärlich erscheinen. Sehr früh streckt sich der untere Theil des Kotyledons, während das Hypokotyl kaum entwickelt ist. Der erstere tritt mit der Scheidenhöhle aus dem Samen, deren Ränder, stärker ausgebildet, eine kurze Scheide bilden, aus welcher sich bald das erste Blatt in Form einer längeren, schmal keilförmigen Scheide mit kurzer grüner Blattspitze aufwärts erhebt. Bei der Weiterentwickelung hört die Hauptwurzel bald auf zu wachsen; an der Basis des Kotyledons bricht die erste Adventivwurzel hervor. Das zweite Blatt ist schon schwertförmig mit längerer grüner Spreite.

In den meisten der hierher gehörigen Fälle verhält sich die Hauptwurzel wie bei Iris. Sie ist sehr stämmig und lang bei Himantophyllum miniatum, Pancratium illyricum, Dracaena Draco und andern Liliaceen, ferner besonders Palmen. Doch zeigen sich hin und wieder auch Beispiele, wo bei Beginn der Keimung die später sich dann noch oft verlängernde Wurzel sehr langsam wächst, wie z. B. bei Ixia crateroides. Bei den Aloe-Arten dagegen ist überhaupt das Wachsthum der Hauptwurzel sehr gering, sie geht sehr früh zu Grunde. Schließlich giebt es Formen, bei denen die Hauptwurzel ganz rudimentär ist, wie bei den Wasserpflanzen Pistia[1]) und den Lemnaceen[2]). Mannigfaltige Abstufungen zeigen sich in der Art der Behaarung. Eine sehr dichte Bedeckung mit langen Haaren finden wir nicht häufig, beispielsweise bei Acanthostachys strobilacea (Fig. 11, *III*). Sehr dicht gedrängte, kurze Haare treten an der dicken Keimwurzel von Himantophyllum (Fig. 11, *II*), ferner bei Asparagus officinalis, Myrsiphyllum asparagoides auf. Locker in verschiedenem Grade sind die Wurzeln vieler Liliaceen bekleidet, wie z. B. bei Convallaria majalis, Ixia, ferner bei Homeria elegans.

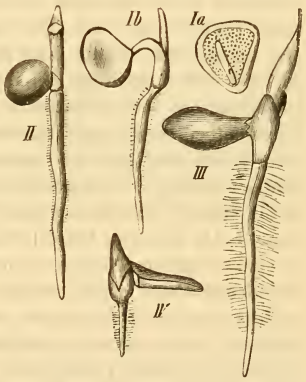


Fig. 11. Keimung der Monokotylen nach Typus 1. *Ia—b*. Iris Pseudacorus; *a* (1,5) Längsschnitt durch den Samen, die Lage des Embryo im Endosperm zeigend; *II*(1½) Himantophyllum miniatum; *III* Acanthostachys strobilacea; *IV* Aloe nigricans.

1) Über die Keimung von Pistia-Arten vergl. Horkel in Monatsber. d. Berliner Akad. 1837; Klotsch, Über Pistia. Abhandl. d. Berl. Akad. 1852. Taf. II, Fig. 0—S; Koch, in Bot. Ztg. 1852 No. 34; Irmisch, Beiträge zur vergl. Morph. V. p. 29. Hegelmaier, Zur Entwickelungsgeschichte monokotyler Keime etc. Bot. Ztg. 1874 No. 42.

2) Über die Keimung von Lemnaceen vergl. Hegelmaier's Monographie dieser Pflanzen. Leipzig 1868; hierin die ältere Literatur.

Noch mehr treten die Haare bei Iris Pseudacorus zurück. Es giebt schließlich Arten, bei denen die Hauptwurzel keine Haare trägt, wie z. B. Calla palustris, ferner Phoenix dactylifera[1]). Bei der letzteren Pflanze war eine geringe langsame Häutung in den jüngeren Theilen der Wurzel zu beobachten. Die äußerste Zellschicht löste sich in einzelnen Fetzen ab.

Das Hypokotyl, welches bei der Keimung der Dikotylen eine solche Rolle spielt, ist sehr wenig entwickelt; nur in selteneren Fällen ist es deutlich ausgebildet, so bei Pinellia tuberifera, wo es nach Irmisch[2]) später zur Knolle wird.

Die wichtigste Rolle bei der Keimung nach diesem Typus vollbringt der Kotyledon. Ihm liegen die Funktionen ob, einmal die im Endosperm aufgesammelten Reservestoffe aufzusaugen und dem Keim hinüberzuleiten, wie ferner der jungen Knospe resp. deren Blättern den ersten Schutz zu verleihen. Bei der Keimung ist es der untere, die Scheidenhöhle umschliessende Theil, welcher sich sofort in die Länge streckt, aus dem Samen tritt und zuerst etwas in die Erde hineindringt. Eine große Mannigfaltigkeit entfaltet sich in der Reihe der Einzelfälle bei der Ausbildung des aus dem Samen hervorgehenden Theiles des Kotyledons. Am unentwickeltsten ist der Scheidentheil bei Tamus communis[3]), Dioscorea alata, bei denen er nur in Form ganz kurzer häutiger Lappen erscheint, welche die Basis des ersten Blattes umgiebt. In entsprechender Weise wie bei Iris oder noch kürzer ist die Scheide bei Aloe nigricans (Fig. 11, *IV*), Himantophyllum miniatum (Fig. 11, *II*), Dracaena Draco[4]), Calla palustris, nach Irmisch[5]) bei Leucojum vernum, aestivum, Galanthus nivalis. Viel stärker kann sich aber der Scheidentheil entwickeln, indem er dabei zugleich tiefer in die Erde dringt und die Knospe mit sich nimmt, welche, dadurch längere Zeit in der Erde geborgen, sich ungestörter ausbilden kann. Die Streckung betrifft vor allem den über der Höhle befindlichen Theil des Kotyledons. Diese Erscheinung zeigt Pancratium illyricum[6]), Arum italicum; sehr tief geht auch die Scheide bei Haemanthus puniceus[7]), Amaryllis longifolia, bei welchen die Wurzel

1) Fr. Schwarz, in Tübinger Unters. I. p. 169.

2) Irmisch, Beiträge zur vergl. Morph. Abthlg. V, p. 9—10, Taf. XV Fig. 1—7; ebenso verhält sich Arum maculatum.

3) Vergl. Dutrochet in Nouv. Ann. du Muséum T. IV, 1835, p. 169; Beccari in Nuovo Giorn. bot. ital. Vol. p. 150; Solms-Laubach in Bot. Ztg. 1878, No 5.

4) Abbildungen von Keimpflanzen bei Gaudichaud, Voyage autour du monde sur la Bonite Taf. 1, Fig. 23—24; auch bei Rauwenhoff, Bidrag tot d. Keimts om Dr. Dr. 1863, Taf. II, Fig. 16.

5) Irmisch, Beiträge zur vergl. Morph. der monokotylen Gewächse. I. Amaryllideae. Halle 1860, Taf. IV, Fig. 1, 33 u. a.

6) Ebenso nach Irmisch bei Pancratium maritimum l. c. Taf. V, Fig. 23; ferner bei Arum maculatum. Irmisch, Beiträge zur vergl. Morph. Abth. V, p. 27.

7) F. E. L. Fischer, Beitrag zur bot. Systematik, die Existenz der Monokotyledonen und der Polykotyledonen betreffend. Zürich 1842, p. 20, Fig. 13.

anfangs relativ kurz bleibt. Bei den Palmen[1]) finden wir eine ganze Reihe der verschiedensten Abstufungen von der ganz kurz bleibenden, kaum eben heraustretenden Scheide bei Chamaedorea[2]), Euterpe, Areca bis zu den mehrere Centimeter tief in die Erde dringenden, langen Scheiden von Chamaerops, Phoenix dactylifera[3]), Hyphaena[4]) crinita. In den meisten der bisher erwähnten Fälle bleibt der Kotyledon ganz unterirdisch.

Bei einer weiteren Reihe von Pflanzen, welche dem Typus angehören, tritt eine andere Entwickelung des Kotyledons ein, nämlich ein Aufwärtswachsen des die Scheidenhöhle umgebenden Theiles. Der kurze Scheidentheil bei Asparagus officinalis[5]), Myrsiphyllum asparagoides, Globba bulbifera, Acanthostachys strobilacea, Musa Ensete[6]) hat sich aufwärts gerichtet und bildet an dem bei den drei ersten Pflanzen emporwachsenden Epikotyl das erste Schuppenblättchen, in der Form den folgenden ähnlich. Dieser aufwärts gerichtete Scheidentheil entwickelt sich deutlicher bei Homeria elegans, Anamotheca cruenta, Canna indica[7]), speciosa, Tigridia Pavonia[8]). Hier bildet er während der Zeit der Keimung eine enggeschlossene Hülle um die ersten Blätter und durchbricht in Form eines schmalen Keiles den Erdboden. Bei Homeria elegans, Methonica virescens[9]) u. a. geht die Scheide direct in das im Samen steckende Ende des Kotyledons über, so dass der Same dicht ihr anliegt. In andern Fällen, wie bei Canna, findet sich zwischen beiden ein kurzes Verbindungsstück, welches die Scheide von dem Samen trennt. Je mehr sich dasselbe entwickelt, je ähnlicher erscheint die Keimungsart derjenigen des nächsten Typus.

1) Martius, Historia naturalis Palmarum. Monachi. I. Caput tertium §§ 142—143.

2) Vergl. auch Schacht, Lehrbuch der Anat. u. Phys. Fig. 155.

3) Über die Keimung der Dattel ist die Literatur sehr groß; nach Reess (Über die Pflege der Botanik in Franken. Prorektoratsrede. Erlangen 1884, p. 6) hat Camerarius in Hortus Medicus et Philosophicus 1858 die erste Abbildung eines keimenden Dattelkorns gegeben; eine sehr gute Beschreibung bei Malpighi, Op. posth. p. 72—74 Tab. VII—IX. Vergl. ferner Mirbel, Mém. de l'Inst. de France Vol 18; id., Elémens etc. Taf. 60, 1; Gaudichaud, Recherches etc. Taf. IV, Fig. 5; Martius, l. c., Sachs, Zur Keimungsgeschichte der Dattel. Bot. Ztg. 1862, Nr. 31—32; Lehrbuch der Botanik. 4te Aufl. p. 594. Eine neuere Abbildung von J. Schmidt, Bot. Centralblatt 1881, Bd. VIII, Taf. I.

4) J. Schmidt, Bot. Centralblatt 1880, Nr. 51, 52.

5) Mirbel, Observations sur la germination de l'oignon et de l'asperge. Ann. du Muséum XIII, p. 160; Irmisch, Beiträge zur vergl. Morph. 3te Abth. 1856, Taf. VII, Fig. 48; ebenso verhalten sich Smilacina bifolia, Convallaria Polygonatum, ebenda Taf. V.

6) Wittmack, Musa Ensete, ein Beitrag zur Kenntnis der Bananen, Inaug. Dissert. 1867, p. 38, Fig. 12.

7) Über die Keimung von Canna vergl. Mirbel in Ann. du Muséum, T. XVI, p. 16. Richard, Des embryons endorhizes etc. Ann. du Muséum. T. XVII, Taf. I, Fig. 3—6. Gris, in Ann. des Sc. Nat. Sér. V, T. II, p. 83, 84.

8) Mirbel, Nouvelles Recherches etc. Ann. du Muséum XIII, Taf. 3, Fig. 38; Tittmann, l. c. T. III, 3.

9) Irmisch, Beiträge z. vergl. Morph. Abtheilung IV, 1863, Taf. III, Fig. 8 und 9.

Typus 2. Scheide des Kotyledon stark verlängert, von dem im Samen steckenden Theile durch einen langen fadenförmigen Stiel getrennt; sonst wie Typus I.

Die Fälle dieses Typus stellen eine Weiterentwicklung derjenigen des vorigen dar. Das Verbindungsstück zwischen der Scheide und dem aufsaugenden Theile ist wachsthumsfähig. Indem die Scheide lebhaft in die Länge, dabei stets aufwärts wächst, andererseits das im Samen steckende Ende eine feste Stellung hat, wird das Verbindungsstück, meist an der Spitze der Scheide ansetzend, stark gedehnt; es giebt der Dehnung durch Wachsthum eine Zeitlang nach und verlängert sich dabei zu einem dünnen Faden. Noch mäßig ist die Länge dieses Zwischenstückes bei Asphodelus microcarpus (Fig. 12, *I*), Yucca gloriosa, Dasylirion acrostichum, deutlicher

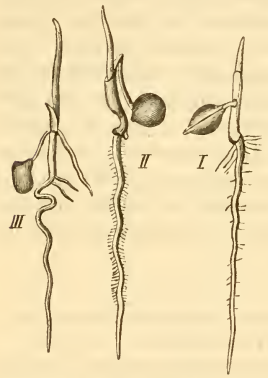


Fig. 12. Keimung der Monokotylen nach Typus 2; *I* Asphodelus microcarpus, Kotyledonarscheide durch ein kurzes Mittelstück von dem im Samen steckenden Ende getrennt; das Mittelstück in der Mitte der Scheide ansitzend; *II* ($^1/_2$) Dianella atrata, das lange Mittelstück am oberen Ende der Kotyledonarscheide ansitzend; *III* ($^1/_2$) Aristea pusilla das lange Mittelstück am unteren Ende der Kotyledonarscheide ansitzend.

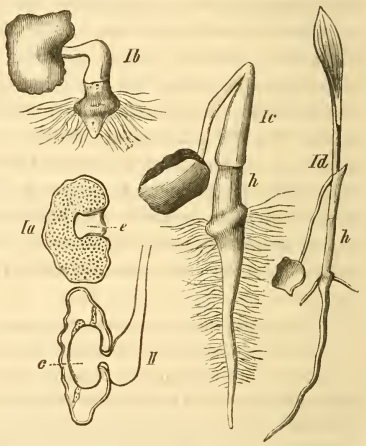


Fig. 13. Keimung der Monokotylen nach Typus 2; *I a—d* Commelyna clandestina, *a* (2) Längsschnitt durch den Samen, die Lage des Embryo zeigend *b c* (1,5); *d* ($^1/_2$) fertige Keimpflanze; in *I c* und *d* bedeutet *h* das Hypokotyl, welches von Wurzel wie Kotyledon deutlich abgetrennt ist; *II* Tradescantia discolor, Längsschnitt durch den Samen nach Beendigung der Keimung; *c* das angeschwollene Ende des Kotyledons.

schon bei Dianella atrata (Fig. 12, *II*), nach IRMISCH[1]) bei Gladiolus communis, Iris sibirica. Bei Asphodelus clavatus[2]) ist das Hypokotyl deutlich entwickelt

1) IRMISCH, Morphologische Betrachtungen an Melanthaceen, Irideen und Aroideen. Abh. d. naturw. Vereins für Sachsen und Thüringen. Berlin 1856. Taf. II, Fig. 1, 17 u. a.

2) Die Hauptwurzel von Asphodelus clavatus ist gelb gefärbt, ebenso bei Asphodelus microcarpus, Asphodeline lutea.

und wächst kurze Zeit aufwärts, die Scheide in die Höhe schiebend. Dadurch wird ebenfalls ein starker Zug auf das Verbindungsstück ausgeübt, welchem dasselbe aber nur bis zu einem gewissen Grade nachkommt, nach dessen Überschreitung es seinerseits der aufwärts strebenden Scheide entgegenwirkt, was in einer starken *S*-förmigen Krümmung des Keimlings sich ausdrückt (vergl. auch Fig. 12, *II*).

Die höchste Ausbildung dieses Typus wird bei den Commelynaceen[1]) erreicht, bei welchen der Embryo in einem durch eine kreisförmige, nach innen einspringende Falte der Testa vom übrigen Innenraum des Samens abgegrenzten Theil sich befindet. Der Embryo zeichnet sich durch seinen eigenthümlichen Bau aus; die Wurzel ist umgeben von einer Wurzelscheide, welche erst nach dem Heraustreten aus dem Samen durchbrochen wird. Die Wurzel wächst anfangs relativ wenig, der Kotyledon streckt sich zuerst und krümmt sich abwärts. Durch das lebhafte Aufwärtsstreben der Scheide gestaltet sich das Verbindungsstück zwischen dieser und dem aufsaugenden Ende zu einem bis 2 cm langen sehr dünnen Faden. Auch bei diesen Formen beruht zum Theil das starke Aufwärtsrücken der Scheide auf einem Wachsthum des Hypokotyls (Fig. 13, *I c, d*). Bei manchen Arten, wie besonders Commelyna stricta, clandestina, ist die Grenze der Wurzel und des Hypokotyls gleich bei Beginn der Keimung stark ringförmig verdickt[2]) (Fig. 13, *I b, c*) und trägt in dichtem Kranze die ersten Wurzelhaare. Es macht übrigens den Eindruck, als wenn die Verdickung hauptsächlich die Wurzel betrifft, weil sie allmählich in die letztere übergeht, dagegen sich schärfer vom Hypokotyl absetzt. Sehr früh treten bei den Commelynaceen die Adventivwurzeln in großer Anzahl auf, besonders bei Tinnantia erecta.

Mannigfach verschieden ist die Art und Weise, in der das Zwischenstück an der Scheide des Kotyledons sich ansetzt. In manchen Fällen sitzt dasselbe ungefähr in der Mitte der Scheide, z. B. bei Asphodelus microcarpus (Fig. 12, *I*, vergl. auch die Figur von Tradescantia virginica bei Solms-Laubach l. c.); bei Commelyna stricta, clandestina saß das Zwischenstück dicht unterhalb der Scheidenspitze. Bei Aristea pusilla war es mit der Basis der Scheide in Verbindung (Fig. 12, *III*). Hypokotyl und Wurzel ist bei der letzteren Pflanze wenig scharf geschieden; doch trägt auch hier das Hypokotyl mit dazu bei, den Scheidentheil des Kotyledons in die Höhe zu bringen.

1) Ueber Keimung von Commelynaceen vergl. Mirbel, Nouvelles Recherches etc. Ann. du Muséum XIII, Taf. 3, Fig. 32—33; Tittmann, Die Keimung etc. p. 37, Taf. V, Fig. 2—3; Gaudichaud, Recherches générales etc. Taf. IV, Fig. 1. Solms-Laubach, Ueber monokotyle Embryonen mit scheitelbürtigem Vegetationspunkt. Bot. Zeitg. 1878. Taf. IV, Fig. 16. Der letztern Arbeit verdanken wir die genaueste Darlegung des Baues des Embryo und seiner Entwickelung.

2) Eine schwache Verdickung findet sich schon angedeutet bei Asphodelus clavatus, Dianella atrata. Die Verdickung an den Keimlingen von Commelyna tuberosa findet sich abgebildet bei F. E. L. Fischer, Beitrag zur bot. System. etc. Fig. 19; vergl. ferner Mirbel, Elémens etc. Taf. 59, Fig. 6.

Typus 3. Hauptwurzel nach Durchbrechung der Wurzelscheide anfangs lebhaft wachsend. Theile des Kotyledons scharf gesondert; der eine bleibt als Scutellum im Samen, der andere bildet die Keimblattscheide, welche die Erde durchbricht.

Typus der Gräser.

Die Keimung der Gramineen ist von jeher mit besonderem Eifer beschrieben[1]) worden, so dass ich hier nur ganz kurz darauf hinweisen will. Der Embryo zeichnet sich durch seine hohe Ausbildung und seinen charakteristischen Bau aus. Die Hauptwurzel ist eingeschlossen in die Wurzelscheide oder Coleorhiza; oft sind neben ihr mehrere andere Nebenwurzeln angelegt. Das Eigenartigste liegt aber in dem Kotyledon, dessen Theile, besonders der aufsaugende und der scheidige, sehr scharf von einander gesondert sind. Bisweilen findet sich ein dem Scutellum opponirtes Blättchen, welches ebenfalls zum Kotyledon zu rechnen ist. So schließe ich mich in der Auffassung des Kotyledons ganz der von GÄRTNER[2]) zuerst ausgesprochenen, von VAN TIEGHEM[3]) ausführlicher begründeten Meinung an. Diese Ansicht bringt allein den in der Keimung sich an die früheren Typen anlehnenden Grasembryo in Verbindung mit den typischen Fällen bei den Monokotylen.

Bei der Keimung tritt die Wurzelscheide ein wenig aus dem Samen hervor, wird aber dann durch die Hauptwurzel durchbrochen, welche lebhaft sich verlängert und meist dicht mit Haaren bedeckt ist. Eine sehr häufige Erscheinung ist es, dass an der ganzen Oberfläche der Wurzelscheide, sowie sie ins Freie getreten ist, Wurzelhaare ausgetrieben werden[4]). Die-

---

1) Vergl. MIRBEL, Nouvelles Recherches etc. Taf. I, Fig. 1—18; id., Observations sur la germination des graminées. Ann. du Muséum XIII. p. 145 u. a.; POITEAU, Mémoire sur l'embryon des graminées, des cyperacées et du nelumbo. Ann. du Muséum XIII, p. 382, Taf. 28, Fig. 1—25; M. RICHARD, Analyse botanique etc. in Ann. du Muséum T. XVII, p. 235—247. Taf. VI, VII, X; TITTMANN, Die Keimung etc. p. 1—14. Taf. I, II. Vergl. ferner die späteren zahlreichen Lehrbücher.

2) GÄRTNER, De fructibus et seminibus plantarum 1788. I. p. CXLIX.

3) VAN TIEGHEM, Observations anatomiques sur le cotyledon des graminées. Ann. des Sc. nat. Sér. V. T. 15. 1872, stützt diese Ansicht durch die anatomischen Verhältnisse, besonders den Verlauf der Gefäßbündel. Bei v. T. vergl. auch die Literatur in Betreff der andern ausgesprochenen Annahmen. Noch klarer spricht für die Auffassung die Entwickelungsgeschichte des Grasembryos, vergl. HEGELMAIER, Zur Entwickelungsgeschichte monocotyledoner Keime. Bot. Zeitg. 1874. S. 660—661.

4) Diese Behaarung ist schon mehrfach beobachtet worden, zuerst von MALPIGHI bei Triticum. Op. omnia. Taf. V; vergl. ferner WARMING, Bot. Notizen p. 202; almindelige Botanik. Fig. 70 B.; FR. SCHWARZ, Tübinger Unters. I, p. 171 (bei Panicum miliaceum, Setaria italica). Nach den mir von Herrn JOHANNSEN gütigst mitgetheilten, unedirten Tafeln von Prof. DIDRICHSEN über die Keimung der Gräser zu urtheilen, kommt solche Haarbildung an der Coleorhiza in mannigfach wechselndem Grade folgenden Gräsern zu: Triticum vulgare (nicht viele Haare), Phleum pratense (sehr lange Haare), Briza maxima, Elymus canadensis (sehr kleine Haare), Eleusine coracana (sehr lange),

selben sind bisweilen sehr viel länger als die später an der Wurzel erscheinenden, so z. B. bei Lagurus ovatus, Uralepis cuprea, Dinebа arabica. Die Keimblattscheide wächst aufwärts, durchbricht die Fruchtwand, sowie die etwa vorhandenen, anliegenden Spelzen und dringt wie ein spitzer Keil durch die Erde, während das Scutellum langsam das Endosperm aufsaugt.

Eine merkwürdige Erscheinung tritt in einzelnen Fällen, wie bei Sorghium [1]), Panicum, Eleusine ein, indem durch intercalares Wachsthum des an der Basis der Keimblattscheide befindlichen, wahrscheinlich hypokotylen Gewebes die letztere von dem Scutellum durch ein stengelartiges Glied getrennt wird [2]).

Wie bei allen Monokotylen ist das Wachsthum der Hauptwurzel ein beschränktes; je nach den Arten, in verschiedener Zeit von Beginn der Keimung an, brechen Adventivwurzeln hervor.

Typus 4. Kotyledonarscheide bei Beginn der Keimung zuerst hervortretend; Hauptwurzel erst später in die Länge wachsend.

Im Gegensatz zu den Gramineen ist bei den Cyperaceen die Keimung wenig untersucht worden, und doch bietet sie einige Eigenthümlichkeiten dar. Schon der Bau des Embryo ist etwas verschieden von dem der Gräser, vermittelt den Grasembryo mit den typischen Fällen der Liliaceen u. s. w. Abgesehen von den mancherlei Formverschiedenheiten, welche die Embryonen der einzelnen Gattungen aufweisen [3]), sehen wir an ihnen stets das untere Ende eingenommen von der Hauptwurzel, aber ohne ausgesprochene Wurzelscheide, das andere von dem Kotyledon, welcher bei Scirpus stark ver-

---

Hordeum jubatum, Lagurus ovatus (lange), Mühlenbeckia Spica venti, Phalaris canariensis, coerulescens, Trisetum neglectum, Secale fragile, Dactylotaenium aegyptiacum, Melica Caffrorum (sehr lange), Brizopyrum siculum, Avena sativa (kurze). Keine Haare finden sich bei Oryza sativa, Bambusa spinosa, Lepturus subulatus, Cornucopiae cucullatum, Digraphis arundinacea.

1) Vergl. auch van Tieghem l. c.

2) Warming, Forgreningen og Bladstillingen hos Slägten Nelumbo; Vedensk. Meddel., Kjøbenhavn 1879—80; Anmerkg. p. 446, legt das Hauptgewicht auf diese besonderen Fälle und meint, dass man deshalb die Keimblattscheide als besonderes Blatt und zwar als das dritte auffassen müsste, während das Scutellum den eigentlichen Kotyledon darstellt. Zwischen beiden müsste man ein zweites Blatt als ausgefallen denken, nur angedeutet durch das dem Scutellum opponirte Blättchen. Bei einer solchen Auffassung schwindet jede Analogie mit den Keimen der andern Monokotylen, obwohl die Keimblattscheide sammt Scutellum in Bau, Gefäßbündelverlauf, Entwickelung, Funktion mit dem theils scheidigen, theils im Samen steckenden einen Kotyledon der andern Monokotylen übereinstimmt.

3) Vergl. Gärtner, De fructibus etc. Taf. I, II. Den genaueren Bau des Embryos hat Richard dargelegt. Analyse botanique etc. Ann. du Muséum XVII. p. 228—229. Taf. V, Fig. 12—18; über Keimung vergl. ebendaselbst. Ausführlicher bei Mirbel, Examen de la division des végétaux en endorhizes et exorhizes. Ann. du Muséum T. XVI. Taf. 16 (Carex maxima, vergl. l'explication des figures p. 437—438).

breitert ist. Das Charakteristische und in gewisser Weise an die Gramineen Erinnernde ist, dass hier schon deutlich abgesetzt die Kotyledonarscheide entwickelt ist, welche bei Scirpus (Fig. 14, *III*) von dem breiten Ende des Kotyledons ausgeht und neben der Hauptwurzel gelagert ist.. Die Scheide umschließt das erste schon deutlich angelegte Blatt. Die Keimung weicht in ihrem Beginn von allen bisher besprochenen Fällen darin ab, dass es der Kotyledon ist, welcher zuerst ausschließlich wächst. Die Scheide streckt sich, durchbricht die Fruchtschale und krümmt sich sofort geotropisch aufwärts[1]) (Fig. 14, *Iab*, *II*). Das Wachsthum betrifft dann weiter den mittleren Theil des Kotyledons, wodurch auch die Anlage der Hauptwurzel aus dem Samen gedrängt wird. Bevor sie noch anfängt, sich zu entwickeln, tritt an der Basis der Kotyledonarscheide, wahrscheinlich an der sonst nicht weiter ausgebildeten, dem Hypokotyl entsprechenden Stelle, ein Kranz sehr langer Haare hervor (Fig. *I* 14 *bc*), welche die Wurzel in der ersten Keimungszeit ersetzen. Allmählich beginnt dann auch die Hauptwurzel zu wachsen, während das erste Blatt, aus der Scheide heraustretend, sich entwickelt.

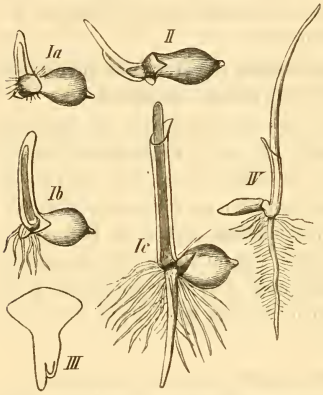


Fig. 14. Keimung der Monokotylen nach dem Typus 4 der Cyperaceen; *I a—c* Isolepis Savii; *II* Cyperus Irio; *III* Scirpus lacustris, Embryo im Längsschnitt die Lage der Kotyledonarscheide mit dem ersten Blatt neben der Wurzel zeigend; *IV* (1/2) Cyperus Papyrus, ältere Keimpflanze.

Bei der weiteren Ausbildung hört die Hauptwurzel bald auf sich zu verlängern; an der Basis der Kotyledonarscheide bricht die erste Adventivwurzel hervor; dem ersten Blatt folgen andere. Das in der Frucht stecken bleibende Ende des Kotyledons schwillt stark keulig an, um schließlich nach Aufsaugung des Endosperms das Innere fast ganz auszufüllen.

Die Keimung verläuft bei den untersuchten verschiedenen Cyperaceen sehr gleichmäßig, so bei Scirpus lacustris, Cyperus Irio, Papyrus, Isolepis Savii, Carex caucasica, lagopina, Kobresia coricina.

Typus 5. Hauptwurzel bei der Keimung meist lebhaft wachsend; Kotyledon lang, fadenförmig, nach Aufsaugung des Endosperms als erstes Laubblatt über die Erde tretend.

Diese Art der Keimung entspricht in gewisser Weise der bei den Dikotylen verbreitetsten, epigäischen Form. Es zeigen dieselbe eine Reihe ver-

1) Vergl. auch MIRBEL, Elémens de Phys. végét. I, p. 81, Taf. 59, Fig. 3, 4.

schiedener Liliaceen, die meisten Allium-Arten [1]) Beschorneria tubiflora, Bowiea volubilis, Asphodelus fistulosus, ferner die Amaryllidee Agave [2]) polyanthoides u. a.

Das Wesentliche bei dieser Keimungsart besteht in Folgendem [3]). Der untere Theil des Kotyledons streckt sich gewöhnlich zuerst, die Wurzel vor sich herschiebend, und krümmt sich eine Strecke abwärts in den Boden, worauf die Wurzel sich verlängert. An der Krümmungsstelle des Kotyledons erfolgt jetzt eine lebhafte Streckung der beiden Schenkel, welche unter Bildung eines spitzen Kniees sich aufwärts erheben, während das Ende jedes der beiden Schenkel das eine durch den Samen, das andere durch die Verbindung mit der Wurzel eine fixe Stellung hat. Mit einem solchen Knie durchbricht der Kotyledon die Erde [4]). Der dünnere Schenkel, welcher mit seinem Ende im Samen steckt, hört allmählich auf zu wachsen, wird anfangs durch den höher strebenden andern Schenkel stark gedehnt. Diesem Zuge dann aber nicht mehr nachgebend, übt er seinerseits einen Zug auf den dickeren Schenkel aus, der sich in Folge dessen *S*-förmig krümmt (Fig. 15 *Ib*). Nach Aufsaugung des Endosperms ist der im Samen steckende Schenkel mit seinem Ende nur noch locker darin befestigt, und es gelingt jetzt dem aufwärts strebenden Schenkel, den dünneren anderen aus dem Samen und über die Erde zu ziehen (Fig. 15 *Ic*). Wenn der Same nur wenig

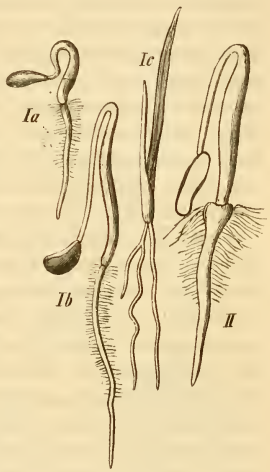


Fig. 15. Keimung der Monokotylen nach Typus 5; *I* (*a—c*) Agave polyanthoides, *c* ($1/2$) fertige Keimpflanze, neben dem Kotyledon das erste Blatt; *II* Bowiea volubilis, Wurzel an der Grenze stark verdickt.

1) Vergl. Mirbel, Nouvelles recherches etc. Ann. du Mus. XIII, Taf. 3, Fig. 30; in demselben Band p. 156—159, Taf. 13, Fig. 17—24. Gaudichaud, Recherches etc. Taf. V, Fig. 13 A—G. Sachs, Über die Keimung von Allium Cepa. Bot. Zeitg. 1863. p. 59—60. Nach Irmisch (Über einige Pflanzen, bei denen in den Achseln bestimmter Blätter eine ungewöhnlich große Anzahl von Sprossanlagen sich bilden; Abhandl. des naturw. Vereins Bremen V), keimen alle deutschen Laucharten wie Cepa, nur ursinum und victorialis unterirdisch.

2) Über Keimung von Agave americana, Boucheana, brachystachys, Fourcroya tubiflora vergl. Irmisch, Zur Kenntnis der Keimpflanzen und der Sprossverhältnisse einiger Alstroemerieen und einiger Pflanzen aus andern nahe verwandten Familien. Beiträge z. vergl. Morph. d. Pflanzen. VI, Halle 1879.

3) Vergl. besonders die ausgezeichnete Darstellung bei Sachs l. c.

4) Haberlandt (Schutzeinrichtungen p. 77) gibt an, dass bei Allium Cepa sich an der Kniestelle ein abgestumpfter Parenchymkegel erhebt. Bei Allium Porrum konnte ich einen solchen vom Knie deutlich sich abhebenden Kegel nicht beobachten.

mit Erde bedeckt ist, oder der dickere Schenkel besonders lebhaft wächst, zieht der letztere oft den Samen selbst über die Erde, der dann am Ende des Kotyledons sitzen bleibt. Der Kotyledon ergrünt und bildet ein fadenförmiges Laubblatt, aus dessen Scheide am Grunde die ersten Blätter der Knospe hervortreten. Häufig, wie bei Allium, Hyacinthus, Asphodelus, streckt sich der Kotyledon nicht gerade, sondern bleibt gekrümmt[1]). Die Hauptwurzel, welche nur ein begrenztes Wachsthum hat, bildet während der Keimung bisweilen nur spät und spärlich Wurzelhaare, bei Allium Cepa nach Sachs[2]) besonders in ihrem oberen Theile. Der Keimling von Gagea lutea trägt nach Irmisch[3]) dicht unter der Insertion des Kotyledons einen Kranz längerer Haare. Bei Allium coeruleum ist die Wurzel an der Grenze etwas verdickt und an dieser Stelle vor allem mit Haaren bekleidet. Noch stärker wulstartig (Fig. 15 *II*) ist der Wurzelhals bei Bowiea volubilis ausgebildet. Sehr spärlich sind die Wurzelhaare bei Beschorneria tubiflora, ganz fehlen sie bei Hyacinthus candicans, bei Crocus[4]).

Nach den kurzen Angaben in der Literatur gehören diesem Typus ferner an: Sisyrynchium[5]), zum Unterschiede von Iris, Gagea lutea, Lilium[6]) giganteum, Martagon, Ornithogalum longibracteatum[7]), Fritillaria montana, imperialis[8]), Scilla bifolia, autumnalis[9]). In den Anfangsstadien verhält sich auch ebenso die Keimung von Tulipa[10]); erst nach Entfaltung des Kotyledons tritt eine eigenartige Weiterbildung der Plumula ein, indem diese zum Theil durch Verlängerung der Scheidenseite des Kotyledons, zum Theil durch Wachsthum der epikotylen Achse einen neben der Hauptwurzel schief abwärts steigenden, schwach keulenförmigen Körper bildet. In dem Grunde der Röhre, welche ihn durchsetzt, entwickelt sich die Achse zu einer Zwiebel.

1) Vergl. auch Duvernoy, Untersuchungen über Keimung etc. der Monokotylen. 1834, p. 5.

2) Sachs, l. c., p. 60: vergl. auch Fr. Schwarz, Tübinger Unters. I, p. 171.

3) Irmisch, Beiträge zur vergl. Morph. Bot. Zeitg. 1863. No. 17, Taf. V, Fig. 14, 15, 20.

4) Über den Mangel an Wurzelhaaren bei Crocus vergl. Olivier in Ann. des Sc. nat. 1881. T. II, p. 27; Fr. Schwarz, l. c. p. 169.

5) Alefeld, Bot. Zeitg. 1864, p. 247.

6) Über Keimung von Lilien vergl. Kratzmann, Die Lehre vom Samen. Prag 1839. Taf. IV, Fig. 17—20. Schleiden, Grundzüge. 3. Aufl., Fig. 154. Irmisch, Beiträge zur vergl. Morph. IV, 1863. p. 7—8, Fig. 52—66; Duchartre, Observations sur les bulbes des Lis. Ann. des Sc. nat. Sér. VI, T. 2, 1875, Taf. 4, Fig. 13—17, Taf. V, Fig. 18—21.

7) Mirbel, in Ann. du Muséum XVII, Taf. 17.

8) Irmisch, l. c., Fig. 1—7, Fig. 33—36.

9) Irmisch, Einige Bemerkungen über Scilla autumnalis und bifolia. Zeitschr. f. ges. Naturw. 1863, Bd. 21, p. 433.

10) Die erste, aber ungenaue Beschreibung von St. Germain De St. Pierre, Bull. d. l. Soc. bot. de France T. II, 1855, p. 159—162; eine bessere bei Fabre, Note sur la germination du Tulipa Gesneriana, ebenda 1856, p. 93—97; die ausführlichste von Irmisch, Bot. Zeitg. 1863, Nr. 23, Taf. VII.

Typus 6. Hauptwurzel während der Keimung wenig oder gar nicht wachsend; ein Kranz von Wurzelhaaren an dem Wurzelhals vertritt dieselbe. Der Kotyledon verhält sich wie bei dem vorigen Typus.

Dieser Typus schließt sich eng an den vorhergehenden an, unterscheidet sich vor allem durch das Verhalten der Hauptwurzel. Er entspricht in dieser Beziehung dem Typus 5 bei den Dikotylen und ist ebenfalls wie dieser charakteristisch für die Sumpf- und Wasserpflanzen. Der Kotyledon ist es, welcher zuerst allein wächst, indem er sich meistens dabei eine Strecke abwärts krümmt. An der Grenze des Kotyledons resp. des Hypokotyls, im Falle es deutlich entwickelt ist, und der Wurzelanlage zeigt sich gleich bei Beginn der Keimung ein Kranz besonders langer und kräftiger Haare[1] (Fig. 16, *I—III*). Häufig ist diese haarbekleidete Stelle wulstartig verdickt. Der Kotyledon, durch die Haare einen festen Halt gewinnend, strebt aufwärts, knieförmig gebogen, und gestaltet sich zum ersten Blatte in entsprechender Weise, wie bei Allium (Fig. 16, *Ia, b*). Am Ende der Keimung beginnt die Wurzel meistens etwas zu wachsen.

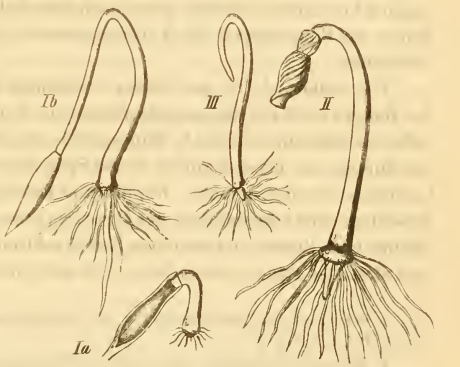


Fig. 16. Keimung der Monokotylen nach Typus 6; *I a–b* Typha augustifolia; *II* Philydrum lanuginosum; *III* Triglochin bulbosum.

Diese Art der Keimung tritt vornehmlich bei den Helobiae auf, bei welchen Mirbel[2], Richard, Irmisch u. a. dieselbe beobachtet haben, so ersterer bei Alisma Plantago, Juncus bufonius, Butomus umbellatus; Richard bei Typha latifolia; Irmisch bei Potamogeton[3], Najas-Arten[4]; Chatin[5] bei Vallisneria spiralis. Ferner geht die Keimung ebenso vor sich bei den Juncus- und Triglochin-Arten, Sagittaria sagittaefolia, cordifolia,

1) Diese Haare an der Grenze von Wurzel und Hypokotyl hat Mirbel bei Juncus bufonius beobachtet; Ann. du Muséum XVI, Taf. 16; ferner Richard bei Typha latifolia. Ann. du Muséum XVII, Taf. V, Fig. 9.

2) Mirbel, Examen de la division des végétaux en endorhizes et exorhizes. Ann. du Muséum XVI, Fig. 16—18.

3) Irmisch, Bemerkungen über die Keimpflanzen einiger Potamogeton-Arten. Zeitschr. f. ges. Naturw. 1878. p. 203—212. 1 Taf.

4) Irmisch, Beiträge zur Naturgeschichte des Stratiotes aloides. Flora 1865. Taf. I, Fig. 21—24; vergl. ferner Magnus, Beiträge zur Kenntnis der Gattung Najas. Inaug. Diss. 1870. p. 11.

5) Chatin, Sur la graine et la germination de Vallisneria spiralis. Bull. d. l. Soc. bot. de Fr. 1856. p. 295—298.

bei Philydrum lanuginosum, Tofielda borealis, Sparganium ramosum, nach BUCHENAU [1]) auch bei dem Narthecium ossifragum. Die Verdickung am Wurzelhals ist nicht immer deutlich ausgebildet, z. B. bei Triglochin bulbosum, während sie bei Alisma Plantago, ranunculoides, arcuatum, bei Sagittaria, Philydrum (Fig. 16, *II*), nach RICHARD [2]) und WILLE [3]) bei Zannichellia sehr entwickelt ist. Stets sind die Haare, welche den Kranz bilden, viel länger und von größerem Querdurchmesser als die später erscheinenden Wurzelhaare, welche übrigens bei manchen Formen, wie z. B. den Alisma-Arten, Typha augustifolia, auf Haupt- wie Nebenwurzeln sehr spärlich oder gar nicht auftreten.

Bei den meisten dieser Pflanzen ist das Hypokotyl deutlich entwickelt; es wird besonders sichtbar, wenn nach dem baldigen Aufhören des Wachsthums der Hauptwurzel die Adventivwurzeln an der Basis des Kotyledons erscheinen.

Viel früher als in den bisher erwähnten Fällen hört das Wachsthum der Hauptwurzel bei Aponogeton distachyum [4]) auf und rudimentär ist dieselbe bei Stratiotes aloides [5]), Phucagrostis major [6]), am vollständigsten wohl bei Ruppia, an deren Embryo keine Spur einer Hauptwurzel von WILLE [7]) beobachtet werden konnte. Ruppia und Phucagrostis zeichnen sich durch besonders starke Ausbildung des Hypokotyls aus, welches bei der letzteren Pflanze nach BORNET an dem einen Rande zahlreiche Härchen bildet; Ruppia und Stratiotes zeigen nichts davon. In allen diesen Fällen krümmt sich der

---

1) BUCHENAU, Zur Naturgeschichte von Narthecium ossifragum. Bot. Zeitg. 1866. Nr. 45, Taf. XII, Fig. 2—15.

2) RICHARD, Analyse bot. etc. in Ann. du Muséum XVII. Taf. V, Fig. 40, 41.

3) WILLE, Om Kimens Udviklingshistorie hos Ruppia rostellata og Zannichellia palustris. Vidensk. Meddel. 1882. Taf. II, Fig. 47—48.

4) DUTAILLY, Observations sur l'Aponogeton distachyum. Ass. franç. pour l'avanc. des scienc. 1875. Taf. VIII, Fig. 1—5. Nach den flüchtigen Abbildungen von EDGEWORTH, On Aponogeton and the allied Genera in HOOKER's Journal of Botany, Vol. III, 1844, Taf. XVII, verläuft ähnlich die Keimung von Aponogeton monostachys; nur scheint die Hauptwurzel stärker entwickelt zu sein. Ebenda finden sich ein paar Abbildungen von Keimlingen der merkwürdigen Ouvirandra. Die Hauptwurzel scheint darnach sehr rudimentär zu sein, die Plumula früh entwickelt, zweiblättrig, der Kotyledon bildet einen dicken, fleischigen Körper. Genaueres bringt auch nicht A. DU PETIT-THOUARS, Über die Keimart einiger Monokotylen 1808; übersetzt in VOIGT's Übersetzung von RICHARD's Analyse du fruit p. 123—126.

5) IRMISCH, Beiträge zur Naturg. des Stratiotes aloides. Flora 1865, Nr. 6, Taf. I, 1—16.

6) BORNET, Recherches sur le Phucagrostis major. Ann. des Sc. nat. Sér. V. T. 1, 1864, Taf. II, Fig. 6—11. An Phucagrostis schließt sich an Posidonia Caulini, vergl. AD. DE JUSSIEU, Mémoire sur les embryons monocotyledonés. Ann. des Sc. nat. Sér. II, T XI, 1839, Taf. 17, Fig. 15, GERMAIN DE ST. PIERRE in Bull. de la Soc. bot. de France T. IV. 1857, p. 575.

7) WILLE, l. c., p. 4, Taf. I, Fig. 25—28; über die Keimung von Ruppia vergl. auch RICHARD, Analyse bot. in Ann. du Muséum XVII, T. XI, Fig. 58; IRMISCH, Über die Inflorescenzen der deutschen Potameen. Flora 1851, Nr. 6, Taf. I, Fig. 25—30.

Kotyledon nicht mehr abwärts wie noch bei Typha u. a., sondern direkt aufwärts wie bei den Cyperaceen.

Typus 7. Hauptwurzel nicht entwickelt. Der undifferenzirte Embryo wächst bei der Keimung zu einem knollenartigen Stämmchen heran, an dessen oberem Ende der rudimentäre kleine Kotyledon sitzt; an ihm seitlich die Stammknospe.

Von allen Monokotylen anscheinend am abweichendsten verläuft die Keimung der Orchideen, welche diesem Typus angehören. So überaus mannigfaltig ihre vegetativen, besonders ihre Blüthen-Organe sich gestalten, so verhalten sich diese Pflanzen hinsichtlich der Keimung nach den bisherigen Kenntnissen sehr gleichartig. Bekannt ist, wie der Embryo im Samen einen einfachen Zellkörper darstellt, welcher übrigens doch je nach den Arten mannigfache Ausbildung erlangt hat. Bei der Keimung, über welche eine reiche Literatur[1]) existirt, wächst der Zellkörper zu einem verschieden geformten, häufig eiförmigen, etwas gekrümmten, knollenartigen Organ heran, welches in seinem oberen Theile ergrünt und Spaltöffnungen erhält, in seinem untern aus der Epidermis zahlreiche Haare entwickelt, von der Funktion der Wurzelhaare[2]). Der grüne obere Theil gestaltet sich dann zu einem wenig hervortretenden Blättchen, welches nur selten, wie bei Dendrochilum glumaceum nach Pfitzer $^1/_3$ der Länge des Keimkörpers erlangt. Diesem Kotyledon folgt bald ein zweites scheidenförmiges Blatt in alternirender Stellung.

Je nach den Einzelfällen in verschiedener Zeit bleibt der Keimkörper bestehen; bei Angraecum maculatum nach Prillieux mehrere Monate, und erst nachdem schon einige Blätter entwickelt sind, entsteht an der Keimachse die erste Beiwurzel. Nach Irmisch und Fabre zeigt sich bei den Ophrydeen schon viel früher die Wurzel und die Keimachse stirbt auch früher ab.

---

1) Die erste Angabe über Orchideenkeimung hat Salisbury, Verhandl. d. Linnéschen Gesellsch. VII, p. 291 gegeben (citirt nach Irmisch); die ersten besseren Abbildungen Link, Icones selectae anat.-bot. II, 1840, Tab. VII, Fig. 1—11. Von zahlreichen deutschen Orchideen beschrieb Irmisch in der freien Natur gefundene Keimpflanzen in Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen, Leipzig 1852; ferner Irmisch, Einige Beobachtungen an einheimischen Orchideen. Flora 1854, Nr. 33. Die erste ausführliche Keimungsgeschichte lieferten Prillieux et Rivière, Observations sur la germination et le développement d'une orchidée (Angraecum maculatum). Ann. des Sc. nat. Sér. IV, T. 5, 1856; vergl. auch das Referat von Irmisch über die Arbeit Bot. Zeitg. 1852. p. 616. Bei andern Arten beschrieben die Keimung G. M. Fabre, Sur la germination des ophrydées. Ann. des Sc. nat. Sér. IV, 1856, T. 5; Prillieux, Observations sur la germination du Miltonia spectabilis et divers autres orchidées. Ann. des Sc. nat. Sér. IV, 1860, T. 13. Beer, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Orchideen. Wien 1863. Fleischer, Beiträge zur Embryologie der Mono- und Dikotylen. Inaug. Diss. 1874. Pfitzer, Grundzüge einer vergleichenden Morphologie der Orchideen. Heidelberg 1882.

2) Beer, l. c., p. 1, Taf. II, Fig. 5 *a*, *b* beschreibt bei Bletia verecunda neben feinen, geraden, abstehenden Härchen bandförmige, ungleich längere, wurmförmig geschlängelte Haare, ähnlich den Haftfasern des Flechtenthallus; diese Organe trifft man noch zur Zeit der Entwickelung des dritten Blättchens.

Auf die Weiterentwickelung des Keimlings, welche nach manchen Richtungen hin merkwürdige Erscheinungen darbietet, ist hier nicht einzugehen; vergl. die citirte Literatur.

Bei der ausschließlich auf saprophytische Ernährung angewiesenen Neottia Nidus avis[1]) stellt der Keimkörper eine mehr oder minder gekrümmte Masse dar, ohne Wurzelhaare, an der aber sehr früh 6—8 Beiwurzeln sich entwickeln, die ebenfalls keine Haare besitzen. Bei Epipogon Gmelini[1]) ist dagegen der Keimkörper mit zarten Härchen besetzt.

Das Eigenthümliche der Orchideenkeimung liegt vor allem in dem vollständigen Fehlen der Hauptwurzel und in der rudimentären Ausbildung des Kotyledons; besonders in Bezug auf den letzteren sind die Orchideen von den andern Monokotylen sehr auffallend unterschieden. Die Hauptmasse des Keimkörpers muss man wohl als Hypokotyl auffassen, welches in ähnlicher Weise, wie bei Ruppia, Phucagrostis, besonders entwickelt ist, welche Formen auch durch ihre rudimentäre Hauptwurzel sich anschließen. Der Kotyledon bildet die Spitze der Achse; seitlich aus ihm entspringt der Vegetationspunkt. In dieser Beziehung entspricht, worauf Pfitzer besonders hinwies, der Keimling der Orchideen denen der andern Monokotylen. Nach Monteverde[2]) zeigt auch die Embryoentwicklung der Orchideen mit derjenigen anderer Monokotylen, speciell von Alisma, große Ähnlichkeit, weit mehr als man früher annahm.

Zweiter Theil.

Über einige Punkte der Keimungsbiologie.

Die Keimung der Pflanzen bildet im allgemeinen einen nur kurzen Abschnitt im Leben derselben, aber einen sehr wichtigen, weil von seinem günstigen Verlauf die ganze Weiterentwickelung abhängt. Wir haben im Früheren die Hauptformen kennen gelernt, in welchen die Keimung bei den verschiedenen Pflanzen auftritt, auch hier und dort ist schon auf die biologische Bedeutung mancher Formerscheinungen aufmerksam gemacht. Im Folgenden mögen einige Punkte der Keimungsbiologie specieller in's Auge gefasst werden. Der ganze Process der Keimung spielt sich in einer Reihe aufeinanderfolgender Momente ab, wie die Wasseraufnahme, der Durchbruch der Samenschale, das Hineindringen in die Erde u. s. w., Momente, welche von jeder Art meist in bestimmter, von den verschiedenen Arten aber in sehr mannigfaltiger Weise ausgeführt werden. Eine vergleichende Betrachtung dieser Keimungsstadien mit Bezug auf die Funktionen, welche die

1) Irmisch, Beiträge zur Biolog. etc. p. 23, Taf. III, Fig. 1—3 (Neottia) und p. 44, Taf. V, Fig. 55—59 (Epipogon).

2) Monteverde, Bull. de l'Acad. Imp. de St. Pétersbourg 1880; Bericht in Bot. Zeitg. 1881, p. 143.

einzelnen Theile des Samens und des Keimlings erfüllen, die Rolle, welche sie für den ganzen Keimungsprocess besitzen, lehrt uns eine Fülle verschiedener Anpassungserscheinungen kennen.

1. Die Befestigung des Samens in der Erde und seine Wasseraufnahme.

Die Samen, so wie die nicht aufspringenden Früchte bieten in ihren Formen, in der Ausgestaltung ihrer Oberfläche eine überaus große Mannigfaltigkeit der Verhältnisse dar.

Eine Menge verschiedenster Einrichtungen entfaltet sich, alle dahinhingehend, die Samen zu verbreiten[1]). So finden wir an ihnen Flügelbildungen, fedrige, haarige Anhänge, um durch Wind davongetragen zu werden; andere Samen und Früchte sind fleischig und saftig, prangen in bunten Farben, um die Thiere anzulocken, welche sie dann verbreiten, oder sie hängen sich durch Klebstoffe oder haarige und stachelige Fortsätze an Thiere und Menschen. Nicht minder mannigfaltig erscheinen die Einrichtungen in dem feineren Bau der Testa von Samen, um die letzteren vor ungünstigen, äußeren Einflüssen während ihres Wanderlebens zu schützen[2]). Doch die Struktureigenheiten der Samen erfüllen auch noch andere Funktionen, welche schon unmittelbarer für den Beginn des Keimungsprocesses von Bedeutung sind.

Für die Weiterentwickelung der Samen ist es in den meisten Fällen nothwendig, nach der meist kurzen Periode des Herumwanderns so bald wie möglich in den Erdboden zu kommen, um allen weiteren schädlichen äußeren Einflüssen entzogen, die nöthige Feuchtigkeit zu finden. In sehr vielen Fällen sehen wir dieses Hineindringen in die Erde vor sich gehen, ohne besondere Rolle der Samen selbst. Die Staub-, die Erdtheilchen, welche durch Wind und Wetter fortbewegt werden, genügen, um so viele kleinere Samen, wie sie die Papaveraceen, Sileneen, Alsineen, Chenopodiaceen, Solaneen etc. besitzen, zu bedecken. Auffallende Kleinheit der Samen zeigen die Orchideen, die Piroleen; sehr klein sind dieselben auch bei vielen Cacteen, bei den Crassulaceen. Alle diese Samen keimen dann am leichtesten, wenn sie nur von einer ganz dünnen Erdschicht bedeckt sind. In unsern Wäldern verleiht der Laubabfall den Samen zahlreicher Pflanzen eine dichte schützende Decke, so dass selbst die großen Samen resp. Früchte der Eichen, Buchen, Haselsträucher leicht unter dieselbe zu liegen kommen. Gegenüber diesen einfachen Verhältnissen finden wir in andern Fällen besondere Einrichtungen, um die Samen in die Erde zu bringen. Das Eindringen in den Boden resp. das Bedecktwerden der Samen von Erde hat nach

1) Vergl. über die verschiedenen Arten der Samenverbreitung Hildebrand, Die Verbreitungsmittel der Pflanzen. Leipzig 1873.

2) Vergl. Marloth, Über mechanische Schutzmittel der Samen gegen schädliche Einflüsse von außen. Engler's Jahrb. für Syst. etc. IV. 3. 1883.

zwei Beziehungen hin besondere Bedeutung, einmal für die Befestigung des Samens in der Erde, auf deren Wichtigkeit später noch wird hingewiesen werden, ferner für die Wasserversorgung, durch welche die eigentliche Keimung erst ermöglicht wird. In den meisten Fällen dienen die weiterhin zu besprechenden Einrichtungen an den Samen beiden Zwecken, in andern tritt bald mehr die Befestigung, bald mehr die Wasserversorgung in den Vordergrund.

Fassen wir zuerst die Verhältnisse an Samen und Früchten ins Auge, welche hauptsächlich dahin zielen, die Samen in die Erde zu bringen und sie darin zu befestigen, so gehört hierhin als eine sehr ausgebildete Erscheinung das bekannte Hineinbohren der Früchte von Erodium-Arten[1]) und zahlreicher Gramineen wie Stipa[2]), Aristida-Arten, Avena elatior etc. Durch abwechselnd eintretende Feuchtigkeit und Trockenheit werden Streckungen resp. Drehungen der stark verlängerten, hygroskopischen Grannen herbeigeführt, welche beide dahin führen, die Frucht immer tiefer in die Erde zu bringen. Am höchsten erscheint die Einrichtung bei einigen Aristida-Arten ausgebildet, welche auf dem Hochland von Santa Catherina in Brasilien wachsen und an deren Früchten nach Fr. Müller[3]) die Granne in 3 Aeste gespalten ist, welche beim Trocknen sich wagrecht ausbreiten und das Aehrchen fast senkrecht halten, so dass das Hineinbohren in dieser Lage sehr viel leichter vor sich gehen kann, als wenn die Früchte horizontal liegen[4]).

Eine ganz andere Art der Befestigung der Samen in der Erde wird durch haarförmige Anhänge der Oberfläche bewirkt. Schon solche Einrichtungen, welche zur Verbreitung der Samen dienen, können gleichzeitig mitwirken, denselben einen Halt in der Erde zu verschaffen. Die starken, hakenförmigen Haare, welche die Früchte von Xanthium strumarium bedecken und welche durch ihr Anhängen an Thiere und Menschen sich so weit verbreiten, klammern sich, einmal auf Erde gefallen, darin fest, und ebenso die mit Widerhaken versehenen Stacheln des Cynoglossum pictum; zahlreiche andere Fälle, besonders bei den Boragineen, gehören hierhin.

1) Vergl. August, in Sitzber. d. Bot. Gesell. Berlin. Bot. Zeitg. 1868, p. 518; Hanstein, Bot. Zeitg. 1868, p. 528.

2) Vergl. Fr. Darwin, On the hygroscopical mechanism, by which certain seeds are enabled to bury themselves in the ground. Transact. Linn. Soc. II Ser. Vol. I (hierin auch die ältere Literatur).

3) Fr. Müller, Die Grannen von Aristida. Kosmos Bd. I, p. 353.

4) Nicht in allen Fällen scheinen solche stark verlängerte, hygroskopische Anhangsgebilde an Früchten dem Einbohren zu dienen. Die Scandix-Arten zeichnen sich bekanntlich durch sehr verlängerte Schnäbel ihrer Früchte aus. Dieselben sind im trocknen Zustande eingekrümmt, und zwar bei Sc. australis in einer Ebene oder nur wenig gedreht; bei Befeuchtung streckten sie sich wieder gerade. Ein Einbohren durch dies einfache Ausstrecken und Einkrümmen ist der Frucht nicht möglich, wenigstens konnte ich es bisher nicht an den Aussaaten der genannten Pflanze beobachten. Vielleicht dienen die Schnäbel hauptsächlich der Verbreitung, wofür namentlich die hakenförmige Einkrümmung bei Trockenheit in Betracht zu ziehen wäre.

Bestimmter für die angeführte Funktion ausgebildet, wenn auch noch in sehr einfacher Weise treten uns Einrichtungen bei manchen Cucurbitaceen entgegen. Die kleinen, platt eiförmigen Samen von Wilbrandia drastica besitzen außerhalb der Hartschicht eine dichte Hülle von mäßig langen, stark verdickten Haaren, welche im trockenen Zustande der Oberfläche der Testa mehr oder weniger anliegen, befeuchtet stärker davon abstehen und durch ihre etwas schleimig gewordene Zellhaut Erdtheilchen an sich festkleben, welche den Samen als Hülle umgeben. Aehnlich verhält sich Coccinia indica. Durch das Abspreizen der Haare wird zugleich eine Lockerung der Erdtheilchen rings um den Samen herbeigeführt, dieselben fallen leicht auch zwischen die Haare, kleben sich an dieselben und bewirken so eine Befestigung des Samens.

In höherem Grade der Funktion angepasst sind die Haare an den Früchten einiger Compositen. Bei Erigeron canadense hat Nobbe[1]) auf Haare an den Achaenen aufmerksam gemacht, welche bei Befeuchtung sich durch ein Schwellpolster an ihrer Basis aufrichten. Die genauere Betrachtung von Erigeron glabratum, alpinum, Villarsii lehrt, dass jedes Haar aus zwei nebeneinander liegenden, wenigkammerigen Zellreihen besteht (Fig. 17, *I a*). Die unterste Zelle der der Fruchtwand zugeneigten Reihe besitzt an der Basis eine dicke, gelblich gefärbte Verdickungsmasse ihrer Zellhaut, während die anliegende Zelle der Nebenreihe an der Stelle meistens nicht verdickt ist. Doch findet man ab und zu Haare, welche auch auf der andern Seite die Verdickung tragen (vergl. z. B. Fig. 17, *Ib*). Beim Eintrocknen krümmt der Verdickungspfropfen sich ein, das Haar legt sich der Fruchtwand an; beim Anfeuchten nimmt er besonders lebhaft Wasser auf und streckt sich; das Haar spreizt von der Oberfläche ab. Die Zahl der Zellen in den Haaren wechselt übrigens. Sehr ähnlich gestaltete Haare besitzen auch einige Senecio-Arten, wie z. B. erraticus, spathulaefolius. Dort bestehen die Haare durchweg nur aus zwei nebeneinanderliegenden Zellen (Fig. 17, *II*), ebenso wie die Haare anderer Senecio-Arten, bei welchen aber dieselben eine weitere Ausbildung erfahren haben, indem sie Schleimfäden entlassen. Nobbe hat kurz bei Senecio vernalis darauf hingewiesen. Die Haare von Senecio vulgaris, elegans, Doria etc. sind gewöhnlich kürzer, aber breiter als diejenigen von Sen. spathulaefolius. Das Unterscheidende liegt in dem Bau der Membran, welche bei den ersteren Arten aus 3 Schichten besteht, einer äußeren dünnen festen, einer mittleren dickeren, stark lichtbrechenden und einer innern spiralig gestreiften (Fig. 17, *IIIb*). Bei Befeuchtung schwillt die mittlere besonders an; jede Haarzelle öffnet sich gewöhnlich an der Spitze, indem das Endstück zurückklappt (Fig. 17, *IIIa*), die mittlere Schicht verquillt sehr stark, die innerste tritt als ein wurmförmig lebhaft sich schlängelnder Faden heraus, welcher unregelmäßig schraubig gedreht

1) Nobbe, Handbuch der Samenkunde. p. 83.

ist, und dabei eng spiralig gestreift erscheint, im Innern zerstreute Inhaltskörperchen einschließend (Fig. 17, III *c*). Bemerkenswerth ist, dass die stets vorhandenen Schwellpolster gar nicht mehr oder nur schwach bei

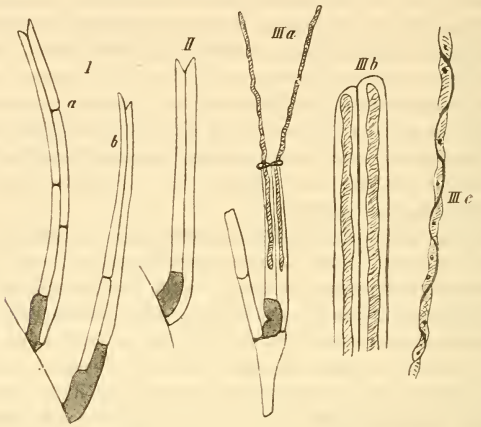


Fig. 17. *Ia—b* (270) Fruchthaare von Erigeron alpinum; *b* stellt einen seltenen Fall dar, in dem an der Basis der Haare beide Seiten verdickt sind; *II* (270) Fruchthaar von Senecio spathulaefolius; *III* Fruchthaare von Senecio elegans; *a* (135) Haar nach Befeuchtung aufgeplatzt, die Schleimfäden entlassend; *b* (540) der obere Theil eines Haares vor dem Aufplatzen die drei Schichten der Membran zeigend; *c* (540) ein Stück eines Schleimfadens.

den genannten Arten funktioniren; die Schleimfäden gehen so wie so infolge ihrer Quellung nach sehr verschiedenen Richtungen, das Abspreizen der Haare selbst, wie bei S. spathulaefolius, ist nicht mehr nöthig. Die Achaenen der Senecio-Arten sind klein, cylindrisch, nach dem einen Ende verjüngt, häufig leicht gekrümmt; die Fruchtwand besitzt wenig hervortretende Rippen. In den Furchen zwischen denselben sitzen die Haare, bei Sen. elegans in zwei Reihen; bei S. vulgaris, Doria sind die Haare vereinzelter.

Eigenartiger noch ist der Bau der Haare von Ruellia-Arten, welche von MOHL[1]) und HOFMEISTER[2]) untersucht sind. Die bei Befeuchtung sich aufrecht erhebenden, schmal kegelförmigen Haare der Samen von Ruellia strepens bilden eine sehr dichte schleimige Hülle. Auf der Innenseite der äußersten nicht quellenden Zellwandschicht befinden sich zahlreiche Zellstoffringe,

1) MOHL, Einige Bemerkungen über den Bau der vegetabilischen Zelle. Bot. Zeitg. 1844, p. 324.

2) HOFMEISTER, Über die zu Gallerte aufquellenden Zellen der Außenfläche von Samen und Pericarpien. Ber. d. kgl. sächs. Gesell. der Wiss. Leipzig, Bd. II. 1858, p. 27; vergl. auch NÄGELI, Innerer Bau vegetabilischer Zellmembranen. Sitz. Ber. d. K. bayr. Akad. 1864, Bd. II, p. 120.

auf welche als innerste Lage eine lebhaft quellende Schicht folgt, die nach Abstoßung der Haarspitze in Form einer cylindrischen, geschichteten Schleimmasse hervortritt. Die Ringe dienen wohl hauptsächlich als Steifungsmittel. Bei Ruellia strepens wird die Oeffnung der Haare, das Hervorquellen des Schleimes durch äußere mechanische Einwirkungen erst veranlasst, bei Ruellia Schaueriana, Stephanophysum pulchellum quillt die innerste Schicht sofort so stark, dass die kopfförmige Spitze abgesprengt wird. Diese schon sehr große Schleimmassen liefernden Haare bilden den Uebergang [1]) zu einer andern Form der Schleimabsonderung, bei der die zusammenhängenden Zellen der Epidermis den Schleim liefern. Bei allen den bisher besprochenen Beispielen sind die Haare an den Samen resp. Früchten vollständig ausgebildet, die Befeuchtung bewirkt momentan die Aufrichtung resp. das Hervortreten der Schleimmasse. Dagegen giebt es andere Fälle, wo die Haare, die Schleimfäden erst allmählich gebildet werden. Auffallend tritt dieses bei vielen Lythraceen hervor. Kiærkson [2]) hat zuerst darauf aufmerksam gemacht, dass die Samen von Lythrum-Arten, ferner von Peplis Portula, im trockenen Zustande glatt, bei Befeuchtung sich mit Haaren bedecken. Köhne hat die Erscheinung bei Lythrum thesioides untersucht und fand, dass an der Außenwand der Epidermiszellen sich eine nach innen vorspringende Verdickung befindet, welche bei Befeuchtung sich zu einem haarförmigen Auswuchs der Epidermiszellen nach Platzen der äußersten Zellwandschicht hervorstülpt. Sehr merkwürdig verläuft eine solche Haarbildung bei der Gattung Cuphea, auf welche hier etwas näher eingegangen werden mag.

Die Samen von Cuphea petiolata Köhne (viscosissima Jacq.) sind platt linsenförmig, am oberen breiteren Rande oft schwach herzförmig, auf der einen etwas eingedrückten Flächenseite mit einem Längskiel in der Mitte versehen, welcher auf der anderen Seite meist weniger deutlich ist. Die

---

1) Einen solchen Übergang macht die Acanthacee Dipterocanthus squarrosus. Hier sind keine isolirten Haare mehr auf der Oberfläche der Testa vorhanden, sondern schon eine geschlossene Schicht aneinanderliegender Zellen, welche bei Befeuchtung sich zu langen, nach dem freien Rande etwas verbreiterten, 5—7 seitigen Prismen strecken und die quellenden innern Membranschichten in Form eines dickcylindrischen, zart spiralig gestreiften Wurmes entlassen, der anfangs noch von einer schmalen zarten Schicht umhüllt erscheint. Die äußerste Zellwandschicht ist auf ihrer Innenseite mit feinen Querleisten versehen, vielleicht einer Art Andeutung der Ringe bei Ruellia.

2) Kiærkson in Willkomm und Lange, Prodromus Fl. Hisp. III, p. 175; citirt nach Köhne, Über das Genusrecht der Gattung Peplus. Sitz. Ber. d. Bot. Ver. Brandenburg 1877; Bot. Zeitg. 1877, p. 667—668. Köhne hält für den Zweck der Haarbildung die Ausübung eines Druckes auf die Fruchtwand, um deren Zerreißung zu unterstützen; außerdem soll das gegenseitige Herausdrängen der Samen aus der geöffneten Frucht, vielleicht auch eine leichtere Fortschwemmung der herausgefallenen Samen durch die Haarbildung befördert werden. Mir scheint die Rolle, als Mittel für die Befestigung des Samens zu dienen, wichtiger zu sein.

Testa ist complicirt gebaut. Hier mag nur erwähnt werden, dass auf die Hartschicht (Fig. 18, *a*, *m*), welche aus stark verdickten, getüpfelten, parenchymatischen, häufig einen Krystall bergenden Zellen besteht, mehrere Zelllagen dünnwandigen Parenchyms mit Resten von Inhalt folgen (Fig. 18, *a*, *p*). Darauf liegt die Epidermis (Fig. 18, *a*, *s*) als eine Lage dicht geschlossener, kurz cylindrischer, auf dem Querschnitt sechseckiger Zellen. Die Seitenwände derselben sind dünn, die Außenwand ist massig dick. Das Innere ist erfüllt von einem vielfach gewundenen, zusammengefalteten, ungefähr überall gleich dicken Faden, welcher an der Innenfläche der Außenwand auf einer kleinen Verdickung derselben sitzt (Fig. 18, *b*). Den Bau dieser eigenthümlichen fadenartigen Zellwandverdickung erkennt man erst bei Befeuchtung mit Wasser. Infolgedessen stülpen sich auf eine noch nicht

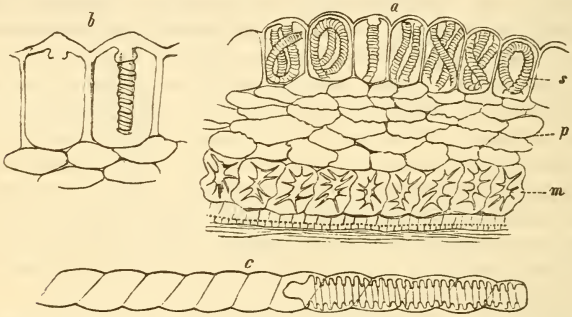


Fig. 18. Cuphea petiolata; *a* (270) Querschnitt durch die Testa; *m* Hartschicht; *p* Parenchym; *s* Epidermis mit den eingerollten Haaren; *b* (450) zwei Epidermiszellen mit den Ansatzstellen des Haares an der Zellwand; *c* (700) ein Stück eines Haares, welches sich in die Länge streckt durch Ausstülpung des innern Cylinders.

näher aufgeklärte Weise die Fäden hervor, sie strecken sich mehr und mehr, wobei sie sich schlangenartig hin- und herkrümmen und ihre Falten sich ausgleichen. Man bemerkt jetzt deutlich, dass im Innern des gefalteten und sich streckenden Fadens ein gleichfalls gefalteter, cylindrischer Schlauch sich befindet, welcher nichts anderes als das eingestülpte Ende des Fadens selbst darstellt (Fig. 18, *c*). Die Verlängerung des Fadens geschieht außer durch die Streckung seiner äußeren Falten vor allem durch die allmähliche Ausstülpung des inneren Schlauches, dessen Falten sich dann ebenfalls strecken. Schließlich stellt jeder Faden ein oft die Breite des Samens an Länge übertreffendes, cylindrisches Haar vor, welches durch die mehr oder minder hervortretende Wellung seiner Wände die ursprüngliche Faltung anzeigt. Im Innern dieses Cylinders befindet sich Flüssigkeit, in welcher Körnchen schwimmen. Manche Epidermiszellen erscheinen roth gefärbt: die färbende Substanz, durch Wasser verdünnt, erfüllt in dem Falle das Innere des ausgestreckten Haares. Die Zellwände der Epidermiszellen zeigen deutliche Cellulosereaktionen, während die Haare nicht durch Chlor-

zinkjod, nur undeutlich blau durch Jod und Schwefelsäure gefärbt werden. Ueber den näheren Bau und die Entstehung dieser Haare, welche man trotz ihrer Eigenthümlichkeit doch wohl nur als besonders ausgebildete Zellwandverdickung auffassen muss, mögen erst weitere Untersuchungen mit Berücksichtigung der Entwickelungsgeschichte Licht verbreiten. Zu bemerken ist noch, dass die Haarbildung relativ langsam vor sich geht; erst nach 24 Stunden findet man bei in Wasser liegenden Samen, dass sie von einem Filz solcher Haare umhüllt sind, und auch dann ist ein Theil derselben noch nicht hervorgetreten. Da die Haare an ihrer Oberfläche schleimig sind, kleben Erdtheilchen sehr fest und in großer Menge an.

Noch langsamer als bei Cuphea und auf ganz andere Weise entstehen lange schleimige Fäden auf der Oberfläche der Samen von Cobaea scandens. Dieselben sind plattgedrückt eiförmig, etwas geflügelt und erscheinen auf ihrer Oberfläche weißlich-grau und fein gekörnelt durch eigenthümliche Haarzellen.[1]) Im trockenen Zustande von unregelmäßiger Form, ungefähr 1—2 mal so lang als breit, sehr verschieden groß, bestehen sie nur aus der ganz flach zusammengedrückten Zellwand, welche sehr deutlich spiralig gestreift erscheint (Fig. 19 *b*). Bei Befeuchtung schwellen die Zellen an und werden rundlich oder eiförmig bis cylindrisch (Fig. 19, *a*, *d*), nach den beiden Enden häufig etwas verjüngt; es sieht aus, als ob die ganze Zellwand nur aus einem einzigen, in engen Windungen aufgerollten Spiralfaden besteht. Bei Anwendung von Färbungsmitteln erkennt man, dass die Zellwand aus einer äußeren sehr zarten, bald verquellenden Schicht und einer innern, den Spiralfaden als Verdickung tragenden zusammengesetzt

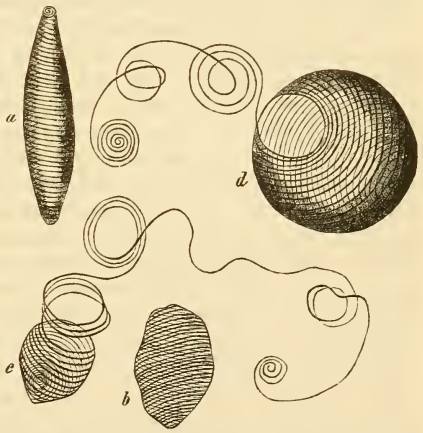


Fig. 19. Cobaea scandens; *a*—*d* verschiedene Haarzellen von der Samenoberfläche; *b* (68) im trockenen Zustande; *a* (68) nach 24stündigem Liegen in Wasser; *c* (68), *d* (130) nach Befeuchtung sich in einen Schleimfaden aufrollend.

1) Die Haarzellen sitzen in kleinen Vertiefungen mit breiter Basis auf einer Schicht parenchymatischer, tangential etwas gestreckter, gelblich gefärbter Zellen. Nach innen folgt dann eine Schicht, deren Zellen sehr zusammengedrückt sind und stark tangential gestreckt erscheinen. Die innerste Lage wird durch eine einfache Schicht ungefähr sechseckiger bis quadratischer Zellen gebildet, deren braunrothe Zellwand vorzugsweise an der dem Endosperm anstoßenden Seite stark verdickt ist.

ist. Je länger die Zellen im Wasser liegen, um so mehr verlängern sie sich, werden schmäler cylindrisch, indem die Windungen des Spiralfadens sich mehr und mehr auflockern, von einander entfernen. Hauptsächlich wirkt dafür die Quellung der Membransubstanz, welche die Windungen trennt und erst sichtbar wird, wenn man mit Methylviolett färbt, welches sehr intensiv von der Zellwand aufgenommen wird. Dabei zeigt sich, dass diese immer stärker verquellende Membransubstanz selbst aus sehr zarten, schief zur Längsaxe der Zelle verlaufenden Fäden zusammengesetzt ist. Lässt man die Samen ruhig im Wasser, so dauert es mehrere Tage, bis der Spiralfaden sich durch vollständige Verquellung der Membranschicht, an der er sitzt, in einen langen hin und her gewundenen Faden aufrollt. Schneller geschieht das, indem man mit einem festen Körper die befeuchtete Samenoberfläche berührt; man kann damit leicht die Zellen in lange sehr schleimige Fäden ausziehen (Fig. 19, *c*, *d*). Chlorzinkjod, noch besser Jod und Schwefelsäure bewirken an der Zellwand die Cellulosereaktionen; die äußere Hülle wird aber nur sehr schwach gefärbt.

In den meisten der näher besprochenen Fälle, in denen auf der Oberfläche von Samen und Früchten abspreizende Haare oder schleimige Fäden bei Befeuchtung entstehen, tritt auch schon neben der Bedeutung als Befestigungsmittel mehr oder minder deutlich die Wasserversorgung des Embryo mit ins Spiel. Noch klarer findet letzteres in einer andern Reihe von Beispielen statt, wo in größerer Menge Wasser an sich ziehende Substanzen in besonderen Gewebeschichten ausgebildet sind. Sehr einfach sind die Verhältnisse bei den Samen von Sterculia platanifolia erreicht, welche groß, kuglig bis eiförmig und von einer im trockenen Zustande runzeligen, leicht abbröckelnden, gelbbraunen Haut bedeckt sind. Im feuchten Erdboden gestaltet sich dieselbe zu einer weichen, fast fleischigen, stark wasserreichen Masse, an welcher auch die Erdtheilchen leicht sich festkleben.[1]) Bei sehr vielen Araceen ist nach ENGLER[2]) der Same von einer schlüpfrigen, durchsichtigen Pulpa umgeben, von starker Quellbarkeit; auch in diesen Fällen wird die schleimige Hülle beiden Funktionen dienen. Noch auffallender tritt eine solche Erscheinung bei den großen nierenförmigen Samen des Affenbrodbaumes (Adansonia digitata) auf. Auf der steinharten, durch sehr stark verdickte, senkrecht zur Oberfläche verlaufende Sklerenchymzellen gebildeten Schicht liegt eine weiche weiße mehlige dicke Zellmasse. Dieselbe besteht aus mehr oder minder isolirten oder ganz locker zusammenhängenden, parenchymatischen, lufterfüllten Zellen mit weichen Membranen. Bei Befeuchtung nehmen die Zellen lebhaft Wasser auf, verquellen und bilden so eine schleimige Hülle um den Samen. Bei den

1) An den eiförmigen Früchten von Pistacia Terebinthus ist der steinharte Theil des Perikarps umgeben von einer netzartig gezeichneten, häutigen Schicht, welche beim Liegen in Wasser sich zu einer schleimigen Masse verändert.

2) ENGLER, Araceae, in ALPH. DE CANDOLLE, Monogr. Phanerog. II, 1879, p. 33.

Loranthaceen dient die schleimige, klebrige Hülle der Beeren sowohl zur Befestigung derselben an der Nährpflanze wie zur ersten Wasserversorgung des Keimlings. Am merkwürdigsten sind die Myzodendron-Arten[1]) ausgestattet; 3 lange schleimige, gefiederte Fäden finden sich auf den Früchten, die Zellen sind mit einer dem Viscin ähnlichen Schleimmasse erfüllt.

In ganz anderer Weise ausgebildet erscheinen solche Schleimorgane an der Epidermis vieler Samen. Besonders die Familie der Cruciferen, deren Vertreter so häufig an trockenen Standorten leben, und welche ihre Hauptentwickelung in den trocknen Gegenden des Mediterrangebietes erreichen, zeichnet sich aus durch den Reichthum schleimliefernder Samen; die mannigfaltigsten Stufen der Ausbildung kommen innerhalb der Familie vor. Bei Formen wie Sisymbrium Irio[2]), Bertoroa incana, Draba lapponica, Wahlenbergii, Hutschinsia alpina wölben sich nach Befeuchtung die Epidermiszellen der Testa durch Quellung ihrer verdickten Zellmembran nur wenig hervor; die Samen erscheinen besetzt wie mit kleinen Höckerchen. Deutlicher zeigen sich die stärker quellenden Zellen bei andern Formen. An den Samen von Draba muralis, Aethionema-Arten werden die Schleimzellen zu glänzenden Kegeln, welche bei den Aethionema-Arten oft an der Spitze hutförmig verbreitert sind. Bei noch reichlicherer Schleimbildung diffundirt ein Theil desselben heraus, so dass dann der ganze Samen von einer gleichmäßigen Hülle umgeben erscheint, wobei die Cuticula der quellenden Zellen erhalten bleibt wie bei Sinapis arvensis[3]); in andern Fällen, z. B. bei Camelina sativa, zerreißt dieselbe. Am eigenartigsten unter den Cruciferen sind die Schleimzellen bei Teesdalia nudicaulis[4]), bei welcher nach Befeuchtung die Zellen zu langen concentrisch geschichteten Cylindern anschwellen, aus denen bei weiterer Verquellung mehrere Spiralfasern in dem homogen gewordenen Schleim hervortreten.

Mannigfache Formen solcher Schleimzellen finden sich auch verbreitet bei andern Pflanzenfamilien. Mehrfach beschrieben sind die Verhältnisse bei Linum[5]), Pyrus Cydonia[6]), Plantago-[7]), Alonsoa[8])-Arten. Daran schließen

---

1) Vergl. Hooker, Flora antarctica. XXII. Loranthaceen. p. 295, Taf. CV, Fig. 14.

2) Vergl. Hofmeister, Über die zu Gallerte aufquellenden Zellen der Außenfläche von Samen und Perikarpien. Ber. d. Kgl. Gesell. d. Wiss. Leipzig, Bd. II, 1858, p. 19.

3) Sempolowski, Beiträge zur Kenntnis des Baues der Samenschale, Leipzig, 1874, p. 52.

4) Hofmeister, l. c., p. 23; vergl. die berichtigende Darstellung bei Frank, Über die anatomische Bedeutung und Entstehung der vegetativen Schleime. Pringsheim's Jahrb., Bd. V, p. 73.

5) Cramer in Nägeli und Cramer, Pflanzenphys. Untersuchungen, Zürich, 1855. Hofmeister, l. c., p. 20; Frank, l. c., p. 162.

6) Hofmeister, Frank, l. c.

7) Hofmeister, Frank, l. c; Uloth, Ueber Pflanzenschleim und seine Entstehung in der Samenepidermis von Plantago maritima etc., Flora 1875.

8) Schenk in Botanische Notizen, Würzburger naturw. Zeitsch., Bd. II, 1861; Bachmann, Die Entwickelungsgeschichte und der Bau der Samenschale bei Scrophularineen. Inaug. Diss. 1880, p. 36.

sich die verwickelteren Erscheinungen bei den Samen von Collomia[1]), den Perikarpien von Salvia-Arten, bei welchen durch die Quellung der Epidermiszellen in der homogenen heraustretenden Gallerte ein- resp. mehrere Spiralbänder deutlich werden, welche der Quellung mehr oder minder widerstehen. Sie entstehen wahrscheinlich durch Zerreißung einer in der nicht aufgequollenen Zelle continuirlichen Membranschicht. Durch diese Spiralfasern erhält der Schleim einen mehr konsistenten, fadenziehenden Charakter, welcher sehr befähigt ist, die Erdtheilchen fest an sich zu kleben, während andrerseits der Schleim für die Wasserversorgung die Hauptrolle spielt[2]).

In diesen Fällen der Cruciferen, der Polemoniaceen, Labiaten bilden die Schleimzellen eine geschlossene, die Epidermis der Samenhaut resp. der Fruchtwand vorstellende Lage. Dagegen giebt es eine Anzahl Beispiele, in welchen nur an bestimmten Stellen der Testa eigenartige Schleimorgane sich vorfinden. Hierhin gehört z. B. Allionia nyctaginea (Fig. 20). Diese Pflanze hat 4—5 mm lange, gestreckt eiförmige, fünfkantige Früchte mit sprödem, grauschwarzem Perikarp, welches wellig höckrig und locker behaart erscheint. Der Hauptsache nach besteht die harte Fruchtwandung aus einer Hartschicht (Fig. 20 *m*), welche aus sklerenchymatischen, in der Längsrichtung des Samens gestreckten Zellen zusammengesetzt ist, auf welche nach außen eine dicke Lage lufthaltiger, parenchymatischer, dünnwandiger Zellen folgt (Fig. 20 o). Besonders reichlich entwickelt sind die letzteren an den Kanten, an welchen auch die Hartschicht dicker ist. Hauptsächlich auf den Kanten, aber auch sonst zerstreut auf den an der Oberfläche befindlichen warzigen Erhebungen sitzen die Schleimorgane (Fig. 20*s*). An den Kanten sieht man dicht hintereinander, durch schmale Einschnitte getrennt, länglich elliptische, auf dem Querschnitt der Frucht ungefähr halbkreisförmige Erhebungen, welche umschlossen sind von einer einfachen, parenchymatischen Zellschicht, die mit dem Fruchtwandparenchym in

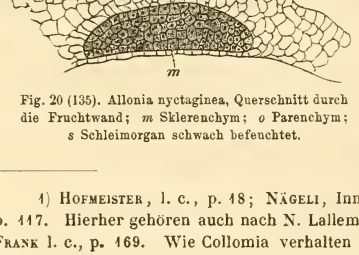


Fig. 20 (135). Allonia nyctaginea, Querschnitt durch die Fruchtwand; *m* Sklerenchym; *o* Parenchym; *s* Schleimorgan schwach befeuchtet.

1) HOFMEISTER, l. c., p. 18; NÄGELI, Innerer Bau der vegetab. Zellmembranen, p. 117. Hierher gehören auch nach N. Lallemantia peltata, Dracocephalum Moldavica, FRANK l. c., p. 169. Wie Collomia verhalten sich auch Navaretia heterophylla, Gilia achilleaefolia.

2) Bei Salvia viridis, einer auf den Phrygana-Hügeln Atticas verbreiteten Pflanze, bleiben die Nüsschen nach gütiger Mittheilung von HELDREICH eingeschlossen in dem häutigen Kelche; auch sie besitzen an ihrer Oberfläche gut ausgebildete Schleimzellen, welche hier aber wesentlich nur als wasserversorgendes Organ wirken können.

Verbindung steht. Das Innere des Organs ist erfüllt von zahlreichen, dicht gedrängten, schmalen Cylindern von starker Lichtbrechung, welche spiralig gestreift erscheinen und von denen jeder eine Zelle vorstellt. Bei Befeuchtung strecken sich alle Cylinder, das ganze Organ wölbt sich stark hervor, schließlich platzt die Hülle, welche sich dann seitwärts umbiegt, und aus dem jetzt becherförmigen Organ strömen die lebhaft quellenden Zellen hervor, sich hin- und herkrümmend, jede ein Spiralband zeigend, welches in mehrere Spiralfasern zerfällt, um später ganz zu homogenem Schleime zu verquellen. Durch die zahlreichen Schleimorgane werden die Früchte in kurzer Zeit von einer mächtigen Schleimmasse umhüllt.

Aehnlich verhält es sich bei Oxybaphus viscosus, Cervantesii; kleinere Abweichungen im anatomischen Bau übergehe ich. Bei Oxybaphus glabrifolius sind es wesentlich nur die 5 Längskanten, welche mit kleinen Schleimorganen besetzt sind, so dass befeuchtete Samen mit 5 weißen schleimigen Linien bedeckt erscheinen.

In anderer Weise finden wir die Ausbildung besonderer Schleimorgane bei Anthemis Chia. Diese Pflanze besitzt kleine, nach dem einen Ende etwas verbreiterte, ein wenig gekrümmte Früchte. Die dicke, gelblich gefärbte Wand derselben besteht aus lufthaltigen parenchymatischen Zellen (Fig. 21 *a*, *p*) mit getüpfelten Wänden. An der Peripherie wölben sich 6—9 Rippen vor, welche auf der konvexen Seite deutlicher ausgebildet sind, als auf der konkaven. In den Rippen sind etwas stärker verdickte Zellen vorhanden und an der Oberfläche sitzen Schleimzellen (Fig. 21 *a*, *s*), welche auf dem Querschnitt der Rippe zu 2—7 an der Zahl nebeneinander liegen und in sehr zahlreicher Menge hintereinander die ganze Länge der Rippe einnehmen. Der Flächenschnitt einer solchen Rippe zeigt dann, dass auf jeder mehrere (2—7) parallele Zellreihen verlaufen, welche jede aus schmal tafelförmigen, dicht aneinander liegenden Zellen bestehen (Fig. 21 *b*). Dieselben sind bis zum Verschwinden des Lumens verdickt, die Verdickungsmasse erscheint auf dem Querschnitt der Fruchtwand deutlich geschichtet. Im trocknen Zustande ist die Cuticula der Zellreihen etwas eingedrückt. Bei Befeuchtung quillt jede Zelle zu einer zart spiralig gestreiften, wurmförmigen Schleimmasse hervor, und durch die große Menge der Zellen wird bald eine dichte Schleimhülle erzeugt. Die Rippen auf der konkaven Seite besitzen meist nicht mehr als 2 Reihen Schleimzellen, diejenigen der konvexen bis 7, selten mehr.

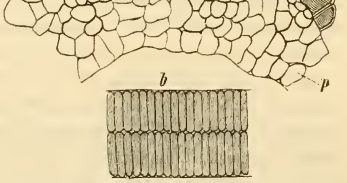


Fig. 21. Anthemis Chia; *a* (180) Querschnitt durch die Fruchtwand; *p* Parenchym; *s* Schleimorgane; *b* (270) Flächenaufsicht eines zweireihigen Schleimorgans.

Bei Anthemis arvensis sind die Schleimorgane nicht so stark ausgebildet. An der Oberfläche der kleinen leicht gekrümmten Achaenen [1]) finden sich zerstreut kleine Höckerchen, jedes bestehend aus einer Gruppe parenchymatischer, lufthaltiger Zellen, auf deren Spitze eine kurze Reihe von Schleimzellen sich befindet; dieselben verhalten sich wie diejenigen der Anthemis Chia. In einer Gruppe zählte ich 20 solcher plattenförmiger Schleimzellen.

Man muss wohl mit Recht eine Schleimbildung, wie die verschiedenen erwähnten Fälle sie zeigen, als besondere Einrichtung auffassen für Samen resp. Früchte, welche an trocknere Standorte für ihre Keimung angewiesen sind und sich durch den Schleim sowohl leichter befestigen als auch die einmal aufgenommene Feuchtigkeit längere Zeit in sich festhalten können. Selbst nahverwandte Formen, Arten derselben Gattung, weisen betreffs des Fehlens resp. Vorhandenseins von Schleimorganen Unterschiede auf, welche im Zusammenhange mit der Verschiedenheit ihrer Lebensweise zu stehen scheinen. Urtica pilulifera z. B., eine in den Mittelmeergegenden sehr verbreitete Pflanze, nach HELDREICH [2]) sehr charakteristisch für die trocknen Wegränder in ganz Attica, besitzt an ihren nussartigen Früchten ausgebildete Schleimorgane; Urtica dioica, welche feuchte Stellen unserer Gegenden liebt, entbehrt derselben. Selbst bei ein und derselben Art können sich Unterschiede in der Ausbildung der Schleimorgane zeigen. Cardamine chenopodifolia, eine Pflanze aus dem südlichen Brasilien, bildet, worauf GRISEBACH [3]) aufmerksam machte, zweierlei verschiedene Früchte: aufspringende, oberhalb der Erde erzeugte Schoten, und in der Erde aufgewachsene, meist geschlossen bleibende Schötchen. Die ersteren enthalten eine Anzahl kleiner linsenförmiger Samen mit sehr gut ausgebildeten Schleimzellen, welche bei Befeuchtung wurmförmige, spiralig gestreifte Schleimmassen entlassen. Diese Samen dienen hauptsächlich der Weiterverbreitung der Species. Die in den unterirdischen Schötchen bleibenden, in geringer Anzahl (1—2) vorhandenen Samen sind größer und länger gestreckt, verhalten sich im Bau der Testa sehr ähnlich den oberirdischen mit Ausnahme der Epidermis. Nur an dem unteren Theil der Testa, welcher die Radicula umgiebt, finden sich Schleimzellen, welche aber auch weniger ausgebildet sind. An den übrigen Theilen des Samens zeigt sich die Epidermis als eine zusammengedrückte, leicht abreißende und nicht mehr Schleim liefernde Schicht. Diese Verkümmerung steht wohl in Verbindung damit, dass die Samen, schon tief im Innern der Erde geborgen, nicht mehr derselben bedürfen.

---

1) Die Fruchtwand der Achaenen von Anthemis arvensis zeichnet sich vor derjenigen der Anthemis Chia-Früchte durch stärker verdickte, prosenchymatische Zellen aus, welche die Hauptrolle bei der Zusammensetzung der Fruchtwand spielen.

2) TH. VON HELDREICH, Die Pflanzen der attischen Ebene; Heft V der griech. Jahreszeiten. Herausgeg. von A. MOMMSEN, 1877.

3) GRISEBACH, Der Dimorphismus der Fortpflanzungsorgane von Cardamine chenopodifolia. Nachr. d. Kgl. Gesell. d. Wiss., Göttingen 1878, p. 332.

Ausschließlicher als in den bisher erwähnten Fällen dienen der Wasserversorgung des Keimlings in dem Testagewebe resp. der Fruchtwand Einrichtungen, welche durch lebhafte Entwickelung von Wasseraufsaugendem Parenchym als Feuchtigkeitsreservoire wirken. Schon bei Poterium spinosum, jener charakteristischen Pflanze der dürren steinigen Phrygana-Hügel von Attica, sehen wir den harten Kern der Frucht umgeben von einem dicken, lufthaltigen Gewebe, welches aus sternartigem Parenchym und großen Intercellularräumen besteht. Bei Befeuchtung nehmen die Zellen lebhaft Wasser auf, die Zwischenräume erfüllen sich damit, die Frucht fühlt sich dann wie ein vollgesogener Schwamm an.

In anderer Weise gestalten sich die Verhältnisse bei den Samen mancher Carica-Arten, besonders von Carica microcarpa. Die mäßig großen länglichen Samen sind mit 13—18 braunrothen stumpfen Fortsätzen versehen, Wucherungen des Testagewebes, welche wie ein großer Theil des letzteren aus parenchymatischen, lufthaltigen Zellen bestehen. Diese Zellen erscheinen sowohl auf dem Quer- wie Längsschnitt etwas eigenthümlich dadurch, dass die Lumina von sehr verschiedener Größe sind, dass die innerste das Lumen jeder Zelle direkt umgebende Schicht sich deutlich abhebt von einer sehr viel breiteren Zellwandmasse, welche zwischen den einzelnen Zellen scheinbar wie eine stark ausgebildete Intercellularsubstanz sich ausbreitet. Wahrscheinlich ist dieses Aussehen dadurch hervorgerufen, dass keine Mittellamelle deutlich ausgebildet ist, dass vielmehr die äußeren Zellwandschichten der aneinander grenzenden Zellen sich zu dieser scheinbar homogenen Zwischenmasse vereinigt haben. Auf der Außenfläche der Parenchymmasse findet sich eine zarte weiße, aus inhaltsleeren, zusammengedrückten Zellen bestehende Schicht, welche bei Befeuchtung zu einem schleimigen Überzug verquillt. Durch die lebhafte Wasseraufnahme des Parenchymgewebes in seine vorher mit Luft erfüllten Zellen, wobei auch die gelben Zellwände etwas mitwirken, wird die Testa zu einem schwammartigen Wasserreservoir[1]).

---

1) Bei anderen Arten, z. B. Carica Papaya, hastaefolia, ist ein ähnlich gebautes lufthaltiges, gelb- bis braunwandiges Parenchym vorhanden; doch tritt es mehr zurück gegenüber den andern Testaschichten. Die Testa der Carica-Arten ist sehr complicirt gebaut, am meisten von den drei genannten Arten bei C. hastaefolia. Ohne auf speciellere Details einzugehen, will ich doch kurz die Hauptschichten charakterisiren. Auf das Endosperm folgt eine einfache Zellschicht braunrother Zellen, deren Membranen relativ dünn sind. Dann kommt eine mehrreihige Schicht von tangential gestreckten, schmalen, verdickten Zellen, auf diese eine einfache Schicht in der Längsrichtung des Samens gestreckter, sehr stark verdickter und getüpfelter Zellen mit elliptischem Querschnitt. Diese Hartschicht wird nach außen von einer einfachen Parenchymschicht umgeben, von der jede Zelle einen Krystall von oxalsaurem Kalk enthält. Es folgt dann eine braune Zellschicht, welche dicker ist, als die bisher genannten zusammen, und die selbst bei stärkerer Vergrößerung wie aus kleinen Körnchen zusammengesetzt erscheint. Die Grenzen der die Schicht bildenden sechseckigen bis rundlichen Zellen sind erst bei ge-

Als ein Beispiel einer sehr viel mehr ausgebildeten Einrichtung entsprechender Art möge die Beschreibung des Fruchtbaues von Scorpiurus vermiculatus dienen. Die wurmartigen, eingekrümmten, nicht aufspringenden Hülsen sind mit regelmäßig einander parallelen Längsrippen versehen, auf denen sich zahllose kleine gestielte Wärzchen erheben. Die Fruchtwand besteht dem größeren Theile nach aus parenchymatischen, tangential etwas gestreckten Zellen mit mäßig verdickten, getüpfelten Wänden; im trockenen Zustande sind sie stark zusammengedrückt, bei Befeuchtung nehmen sie vie Wasser auf. Die Zellen, einen feinkörnigen Inhalt bergend, werden gegen die Peripherie hin enger, die äußerste Zelllage ist sehr zusammengedrückt und von mäßig dicker, gelber Cuticula bedeckt. Nach innen geht das Fruchtwandparenchym in dünnwandige Zellen über, welche einen farblosen hellen Streifen darstellen; darauf folgt eine im trockenen Zustande dicke, stark lichtbrechende Schicht, welche bei Befeuchtung sehr wasserreich wird und dann aus sehr zartwandigen, radial gestreckten Zellen zusammengesetzt erscheint (Fig. 22 *t*).

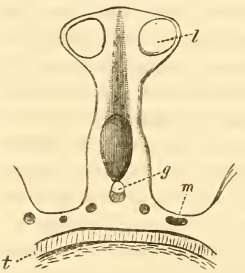


Fig. 22 (35) Querschnitt durch die Fruchtwand von Scorpiurus vermiculatus; *m* Sklerenchymbündel; *g* Gefäßbündel; *l* ringförmige Lufthöhle am Kopf der warzenförmigen Erhöhnng. Das Sklerenchymgewebe ist schraffirt gezeichnet.

Die innerste Zellschicht der Fruchtwand tritt auch nur bei Befeuchtung deutlich hervor und bildet dann sehr dünnwandige, farblose Zellen, welche sich leicht von einander lösen und zu einer stark schleimigen Masse schließlich verquellen. Das ganze, in seinen verschiedenen Schichten große Wassermengen aufnehmende Parenchym der Fruchtwand ist gestützt durch zahlreiche in der Längsrichtung der Frucht verlaufende Sklerenchymbündel (Fig. 22 *m*), welche meist von einer krystallführenden Zelllage umkleidet und durch Anastomosen zu einem Netze verbunden sind. Die Warzen der Fruchtoberfläche (Fig. 22) haben die Form von Hutpilzen. Die Längsrippen, auf denen sie stehen, werden von je einem Gefäßbündel (*g*) durchzogen, welches auf der innern Seite von einer Sklerenchymscheide umhüllt ist, die mit den Sklerenchymsträngen der Fruchtwand zusammenhängt. Der Stiel der War-

---

nauerer Untersuchung sichtbar; die Membran ist dicht mit kleinen körnerartigen Verdickungen besetzt. Auf diese Schicht folgt das lufthaltige, braunwandige Parenchym, welches besonders die Höcker der Samenoberfläche bildet. Bedeckt wird das Parenchym von einer Schleimschicht, die nach Befeuchtung aus cylindrischen, senkrecht zur Oberfläche gestreckten Zellen besteht. Über dieser Schleimschicht liegt noch eine Zellschicht, welche aus sehr stark zusammengedrückten Zellen besteht; es blieb ungewiss, ob die Schicht einfach oder mehrreihig ist. Auffallend ist dagegen, dass die Außenwand der äußersten Zellen dieser Schicht stark verdickt ist, was besonders nach Befeuchtung bei ihrer Quellung hervortritt.

zen wird von ebenfalls sklerenchymatischen Zellen gebildet, welche nach oben in langgestreckte Parenchymzellen übergehen. Die hutartige Verbreiterung entsteht durch eine große, ringförmige Lufthöhle (*l*), welche nach außen durch eine einfache Lage von Zellen umschlossen ist. Indem nun bei Befeuchtung die Warzen besonders in dem hutartigen Theile viel Wasser aufnehmen, verbreitern sie sich, und mit den verbreiterten Hüten berühren sich sowohl die auf einer Längsrippe hintereinander stehenden, wie die auf verschiedenen Längsrippen neben einander befindlichen Warzen, so dass eine große Menge schmaler Längs- und Querrinnen zwischen ihnen entstehen, welche alle ebenfalls Wasser in sich beherbergen können. So führt der anatomische Aufbau der ganzen Fruchtwand dahin, möglichst große Wassermengen an sich zu ziehen und für die Keimung der 8—10 kurzen, dick bohnenförmigen, schwer quellbaren Samen zu bewahren.

Aehnlich verhalten sich die Früchte von Medicago intertexta, terebellum, während bei Medicago turbinata das Gewebe der Fruchtwand viel fester gebaut und nicht mehr im Stande ist, in so hohem Grade Wasser aufzunehmen.[1])

Solche Wasser aufsaugende Einrichtungen finden sich sehr verbreitet und in mannigfachen Formen bei vielen Samen. Bekannt, hier nur ganz kurz zu erwähnen sind die Quellschichten[2]), welche theils durch Lockerung des Testagewebes, theils durch die Zuführung und Bewahrung von Feuchtigkeit für die Keimung von Bedeutung sind. Zum Theil sind es Schichten, welche der Testa angehören; in sehr vielen anderen Fällen, z. B. bei den Papilionaceen, Convolvulaceen, spielt die Rolle das rudimentäre Endosperm resp. Perisperm. Selbst bei solchen Samen, an deren Außenfläche schon Schleim liefernde Zellen vorhanden sind, finden wir bisweilen noch innere Quellschichten. Die Samen von Dipteracanthus squarrosus (vergl. S. 583 Anm. 1) besitzen an der Innenseite der Testa eine dünne Schicht stark verquellender Zellen, die wahrscheinlich dem rudimentären Endosperm angehören. Cobaea scandens mit den eigenartigen Schleimhaaren seiner Oberfläche zeigt an der Innenseite des Endosperms eine zusammengedrückte, zarte Zellschicht, welche bei Befeuchtung zu strukturloser Gallerte verquillt.

Die angeführten Thatsachen bezeugen, welch' eine Fülle der verschiedensten Erscheinungen sich in dem Bau der Samen und Früchte vorfinden, um dieselben im Boden zu befestigen und die nöthige Feuchtigkeit zur Einleitung des Keimungsprocesses herbeizuführen. Auf den ersten Blick sehr auffallend ist es, dass die Monokotylen, abgesehen von einigen Gramineen mit in die Erde

1) Den genaueren anatomischen Bau dieser Medicago-Arten habe ich nicht verfolgt.

2) Vergl. darüber Nobbe, Handbuch der Samenkunde, p. 77—85. Sempolowski, Beiträge zur Kenntnis des Baues der Samenschale. Lohde, Über die Entwickelungsgeschichte und den Bau einiger Samenschalen. Inaug.-Diss., 1874. Nobbe und Haenlein, Über die Resistenz von Samen gegen die äußeren Faktoren der Keimung. Landwirthsch. Versuchsst. XX, 1877. Haberlandt, Schutzeinrichtungen der Keimpflanze, 1877, Cap. I.

sich einbohrenden Früchten, dergleichen Einrichtungen fast ganz entbehren; keine einzige Monokotyle mit Schleim liefernden Samen ist bekannt. Das hängt wohl damit zusammen, dass ein so großer Theil der Monokotylen feuchte, schattige, sumpfige Gegenden vorzieht, oder ganz im Wasser wächst. Hierher gehören alle Helobiae, zahlreiche Spadicifloren, der größere Theil der Glumaceen, Scitamineen etc. Andererseits zeichnen sich die Samen vieler Monokotylen, die auch trocknere Standorte lieben, wie zahlreiche Liliifloren, Palmen, durch ihr Endosperm aus, welches mit seinen dicken, gelatinösen Zellmembranen leicht große Mengen Wassers aufnimmt und auch in sich festhält. Es giebt dann auch Formen, bei welchen gegenüber der so sehr ausgiebigen Vermehrung durch Stammorgane, seien es Zwiebeln, Knollen oder Rhizomstücke, die Keimung der Samen überhaupt von geringer Bedeutung ist, wie bei Lilium, Gagea, Allium-Arten, bei vielen Amaryllideen etc.

So sehen wir auch hier, wie bei allen ähnlichen biologischen Fragen, dass die Natur nicht nach bestimmten Schemata arbeitet, sondern in unerschöpflicher Mannigfaltigkeit das Gleiche auf sehr verschiedenem Wege erreicht.

2. Das erste Heraustreten des Keimlings.

Wenn durch die Wasseraufnahme, sowie bei sonst günstigen äußeren Bedingungen, der Embryo des Samens zu wachsen beginnt, muss auf irgend welche Weise der zuerst hervortretende Theil des Keimlings die Schale des Samens durchbrechen. In so zahlreichen Fällen besorgt dieses die Spitze der Hauptwurzel, selbst bei solchen Pflanzen, bei denen sie früh vergänglich ist. Nur wenige Pflanzen sind bekannt, bei welchen der Kotyledon als erstes Organ die Testa durchbricht, so vor allem bei den untersuchten Cyperaceen. Bei den verschiedensten Pflanzen wird aber das Oeffnen der Samenschale hauptsächlich durch das Anschwellen des Embryo resp. des Endosperms bei der Wasseraufnahme befördert. Werden z. B. die kleinen gelbbräunlichen Samen von Chenopodina maritima in Wasser gelegt, so schwillt der spiralig gekrümmte Embryo sofort so stark an, dass die häutige Testa platzt und ersterer frei heraustritt.

Die häufigste Art des Durchbruches geschieht in der Weise, dass durch den mechanischen Druck der sich in die Länge streckenden Wurzel die Samenschale von deren Spitze durchstoßen wird, so dass eine rundliche Oeffnung entsteht, welche sich erweitert, je mehr der Keimling sich entwickelt. Zahlreiche Pflanzen zeigen diese Art des Austrittes, z. B. Capsicum annuum, Physalis Alkekengi, Mesembryanthemum crystallinum, Ligustrum vulgare, Allium-Arten etc. Sehr häufig platzt die Testa an der Durchbruchsstelle in mehrere kurze Spalten oder Zähne auf, wie bei manchen Cyperaceen, bei Lythrum Salicaria, Gynandropsis pentaphylla etc. Das etwas hervortretende, anschwellende Endosperm bewirkt solche Spal-

tenbildung bei Lobelia urens, Anemiopsis californica (vergl. Fig. 8, *V*) etc. Bei weiterem Vorschreiten der Keimung werden die Spalten tiefer, und sind es nur wenige und von vornherein größere, so führen solche Fälle zu jenem Typus des Durchbrechens der Samenschale hin, bei welchem regelmäßig die Schale des Samens in zwei oder drei Klappen aufspringt. Die Rissstellen sind meist ganz bestimmte, durch besondere, bisher nicht näher untersuchte, anatomische Verhältnisse mit bedingt. Dieses Aufspringen in Klappen zeigen viele Samen resp. Früchte mit harter, steiniger Schale, so z. B. Rhodotypus kerrioides, die Sterculia-Arten platanifolia und acerifolia, Pinus Pinea; ferner auch die dünneren Schalen von Ricinus, Euphorbia, Villarsia parnassifolia; meistens wirkt die Quellung des Endosperms wesentlich bei dem Aufplatzen der Klappen mit.

Unregelmäßig zerreißt die Samenschale bei Rhamnus tinctoria, bei welchem sie in mehrere Stücke zersprengt wird, vor allem in jenen Fällen, in welchen der Same durch rasche Wasseraufnahme plötzlich sein Volumen vermehrt. So zerreißt die Testa vieler Papilionaceen durch Quellung des Embryo an verschiedenen Stellen, ebenso auch diejenige von Acanthus mollis, Thunbergia reticulata, Monechma angustifolium. Durch das Anschwellen des Endosperms platzt die Testa von Hunnemannia fumarioides in mehrere Stücke. Sehr regelmäßig in zahlreiche kleine Stückchen zerspringt die Schale von Pharbitis hederacea, so dass die Samen nach der Wasseraufnahme oft mit zierlich netzförmig gezeichneter Testa umgeben zu sein scheinen.

Gegenüber diesen immerhin einfachen Verhältnissen sind andere Fälle zu bemerken, bei welchen der Austritt durch besondere Einrichtungen gekennzeichnet ist. Vielfach wird in sehr regelmäßiger Weise ein Deckel abgesprengt, so dass eine Oeffnung entsteht. Bei sehr vielen kleinen Samen finden wir bei der Keimung diesen Deckel abgehoben und zur Seite geschoben. Häufig bleibt er an der Testa sitzen, wie bei Tricerastes glomerata, Elatine hexandra (vergl. Fig. 8, *II*), Typha angustifolia etc. In anderen Fällen hängt er an der zugleich vorgestülpten, inneren Samenhaut, wie bei Portulaca Thelussoni (Fig. 1, *V*), Monocosmia monandra, Grammanthes gentianoides, oder auch an dem vorgetretenen Endosperm, wie bei Reseda virescens (Fig. 1, *III*), Clintonia pulchella (Fig. 8, *Ia*).

Eigenartiger sind die Samendeckel bei manchen Monokotylen, wie bei Canna[1]), den Potamogeton-Arten[2]). Die Steinschale der letzteren zerfällt bei der Keimung in zwei ungleiche Stücke, das kleinere wird als Deckel abgehoben. Hegelmaier[3]) zeigte, dass schon frühzeitig durch besondere

1) Vergl. Mirbel, Elémens, p. 59.

2) Tittmann, Über die Keimung einiger Wassergewächse, Denksch. d. Regensburger bot. Gesell. 1822, p. 105; Irmisch, Bemerkungen über die Keimpflanzen einiger Potamogeton-Arten, Zeitschr. f. ges. Naturw. Bd. 51. 1878, Taf. VIII.

3) Hegelmaier, Über die Entwickelung der Blüthentheile von Potamogeton. Bot. Zeitg. 1870, p. 316.

Wachsthumsvorgänge dieser Deckel angelegt wird. Bei Najas wird nach Caspary[1]) die Schale durch einen transversalen Querriss nahe ihrem unteren Ende in zwei ungleiche Hälften getrennt, von denen die obere größere noch einige Zeit an der Spitze des Kotyledons sitzen bleibt. In der Mikropyle der Samen von Pistia Stratiotis[2]) entsteht durch Umbildung der Integumenttheile ein pfropfenartiger Körper, welcher aus zwei Theilen, dem Operculum externum und internum, besteht. Bei der Keimung wird der Pfropf herausgetrieben und bleibt seitlich am Keimling sitzen. In ähnlicher Weise verhält sich auch das Operculum bei Lemna[3]).

Manche durch Härte und Festigkeit ausgezeichnete Samenschalen weisen besondere Einrichtungen auf, um dem Heraustreten der Keimlinge förderlich zu sein. Bekannt ist es, dass an der harten Steinschale der Cocosnuss[4]) sich drei Vertiefungen befinden, welche von einem weichen Gewebe erfüllt sind. Hinter einer derselben liegt die Radicula des Embryo und tritt durch sie ins Freie. Auch die außerordentlich festen Früchte der Phytelephas-Arten[5]), welche das vegetabilische Elfenbein liefern, besitzen solche Austrittsstellen für den Keimling. In dem ebenfalls undurchdringlichen Steinkern von Pandanus-Arten[6]) findet sich unterhalb der Radicula eine nach abwärts führende Rinne, durch welche der Keimling hervorbricht. Auch manche Dikotylen zeigen ähnliche Erscheinungen. Die ungefähr kegelförmigen, steinharten, etwas flach gedrückten Früchte von Tetragonia expansa besitzen an ihrem breiteren Ende einige Vertiefungen, welche mit weichem Gewebe erfüllt sind. Unter je einer derselben liegt ein Same, dessen Wurzel durch sie nach außen dringt. Ferner sind bei den eigenartig gebauten Früchten von Medicago echinata solche besondere Durchtrittsstellen für den Keimling ausgebildet[7]). Die nicht aufspringenden

---

1) Bei Magnus, Beiträge zur Kenntnis der Gattung Najas, Berlin 1870, p. 11.

2) Hegelmaier, Zur Entwickelungsgeschichte monokotyler Keime nebst Bemerkungen über die Bildung der Samendeckel. Bot. Zeitg. 1874, p. 712—714.

3) Hegelmaier, Die Lemnaceen, p. 19.

4) Vergl. Jessen, Über die Keimung der Cocosnuss; Sitz.-Ber. d. Gesell. naturf. Freunde, Berlin 1878; ältere Literatur über die Keimung: Poiteau, Germination du Cocotier in Ann. de l'institut horticulte de Fromont 1829 (citirt nach Clos); Gaudichaud, Recherches sur l'organogr. 1841, Taf. III, Fig. 9—10. Clos, Remarques sur la germination du Cocotier. Bull. de l. Soc. bot. de France 1861, p. 294.

5) Gaudichaud, Voyage autour du monde sur la Corvette La Bonite; Botanique. Paris; Atlas, Taf. XXIX.

6) Die merkwürdige Keimung der Pandanus-Arten ist ausführlich beschrieben bei Solms-Laubach, Über den Bau von Blüthe und Frucht in der Familie der Pandaneen; Bot. Zeitg. 1878, N. 21—22; vergl. auch die Figuren bei Gaudichaud, Voyage autour du monde sur la corvette La Bonite; Botanique, Atlas, Taf. XVI, Fig. 1— 10.

7) Bei manchen anderen Medicago-Arten sind solche Durchtrittsstellen nicht vorhanden, und wie Urban beschreibt, kostet es bei solchen Früchten der Radicula oft große Mühe, bis es ihr gelingt, herauszudringen, und ein erbitterter Concurrenzkampf zwischen

Hülsen sind 2 mal so lang als breit, keilförmig und besetzt mit langen häutigen, platten, oft gezähnten Fortsätzen. Die Fruchtwand besteht vor allem aus einer sehr festen, steinharten Schicht, welche aber an mehreren Stellen durchlöchert ist, so dass sie netzförmig durchbrochen erscheint. Nach außen befindet sich eine sehr zarte, nur von wenigen Zelllagen gebildete Schicht mit Spaltöffnungen; nach innen folgt eine gleichmäßig dicke, häutige Schicht. Eine ganze Anzahl von Samen liegen in einer solchen Hülse. Die Wurzel eines jeden benutzt, um herauszutreten aus der harten Fruchtwand, eines der Löcher der Steinschicht. Bei der harten Fruchtschale von Onobrychis caput Galli sind gleichfalls Löcher in der Steinschicht vorhanden, durch welche die Wurzel hervordringt.

3. Die Befestigung des Keimlings und das Aufsaugen des Endosperms.

Sowie der Keimling die Samenschale durchbrochen hat, sucht er in das Substrat, auf dem oder in dem er sich entwickelt — meistens den Erdboden — tiefer einzudringen, um für sich einen festen Halt zu gewinnen und die nothwendige Feuchtigkeit, sowie anorganische Nährsalze zu finden. Dieses Eindringen besorgt bei unsern Landpflanzen in den meisten Fällen die Hauptwurzel; sie wird bei den Dikotylen durch das Hypokotyl unterstützt, da sich auch dieses anfangs eine Strecke abwärts krümmt. Die einfachste Annahme, welche auch Haberlandt[1]) gemacht hat, ist, dass man dem Hypokotyl anfangs positiven Geotropismus zuschreibt. Man muss es sich wohl so vorstellen, dass der unterste Theil des Hypokotyls, welcher zuerst allein wächst, sich wie eine Wurzel verhält, während erst in seinen oberen, später hervortretenden Theilen der negative Geotropismus zu wirken anfängt; irgendwo muss die Grenze sein, wo positiver und negativer Geotropismus sich berühren, und diese Grenze braucht durchaus nicht mit der morphologischen Grenze von Hypokotyl und Wurzel zusammen zu fallen. Bei den Monokotylen spielt die Rolle des Hypokotyls der Kotyledon, hier noch viel auffallender, insofern er häufig wie bei Allium, vielen Palmen sehr tief in die Erde sich hineinbohrt. Sachs[2]) hat besonders darauf aufmerksam gemacht und auch positiven Geotropismus als wirkende Ursache angenommen, während Rimmer[3]) letzteres bestreitet. — Für die Befestigung haben die Wurzelhaare wie bekannt eine sehr wesentliche Bedeutung. Auf die mannigfachen Variationen in ihrem Vorkommen auf den Keimwurzeln ist schon früher hingewiesen worden. Bei jenen Samen mit kräftiger Hauptwurzel,

---

den verschiedenen Samen entspinnt sich innerhalb der Frucht. Urban, Über Keimung, Blüthen und Fruchtbildung bei der Gattung Medicago. Inaug.-Diss. 1873, p. 32.

1) Haberlandt, Schutzeinrichtungen, p. 23, Anmerkung.

2) Sachs, Über die Keimung des Samens von Allium Cepa. Bot. Zeitg. 1863.

3) Rimmer, Über die Nutationen und Wachsthumsrichtungen der Keimpflanze, Sitz.-Ber. d. Wiener Akad. d. Wiss., I. Abth. 1884, Bd. 89.

welche aber während der Keimungszeit wenige oder gar keine Haare trägt, bemerken wir entweder ein außerordentlich lebhaftes Längenwachsthum der Wurzel gleich in den ersten Stadien der Keimung, wie z. B. bei Cistus villosus, Medicago echinata[1]), Leontice Leontopetalum, Fagus silvatica[2]), Catananche coerulea, oder in anderen Fällen, wie bei den Abietineen und andern Pflanzen[3]), dienen die in schleimigen Streifen sich ablösenden Epidermisschichten, an welchen Erdtheilchen kleben, mit zur Befestigung. Durch sehr kräftiges Längenwachsthum, andrerseits starke Behaarung zeichnen sich die meisten der hypogäisch keimenden Samen aus, weil gerade bei dieser Art der Keimung es wesentlich darauf ankommt, dass die Kotyledonen im Boden festgehalten werden, das zwischen den Stielen hervorbrechende Epikotyl einen festen Stützpunkt gewinnt. — In manchen Fällen wird durch eine besonders schnelle Entwickelung von Seitenwurzeln, welche dann gewöhnlich in großer Anzahl aus der verdickten Wurzelgrenze hervorbrechen, die Befestigung des jungen Keimlings sehr befördert. Viele Cucurbitaceen zeichnen sich dadurch aus, besonders Cyclanthera pedata, Sicyosperma gracile, ferner auch andere Pflanzen wie Ricinus, Euphorbia, Cobaea scandens, unter Monokotylen viele Commelynaceen, z. B. Tradescantia discolor, Tinnantia erecta, ferner Musa Ensete etc. Bei Impatiens noli tangere übertreffen gleich nach Beginn der Keimung die 4 am Collum hervorbrechenden Nebenwurzeln die Hauptwurzel an Länge; erst später kommt sie ihnen nach. Besonders wichtig ist eine solche frühe und lebhafte Entwickelung von Seitenwurzeln bei Rhizophora Mangle, worauf Warming[4]) hingewiesen hat. Nach diesem Forscher scheint sich die Hauptwurzel nie auszubilden; während der Keim noch am Baume hängt, beginnt ein dichter Kranz von dünnen Wurzeln an der Basis des Hypokotyls hervorzutreten, so dass, wenn der Keim sich ablöst von der Frucht und auf den Boden fällt, er sofort sich darin befestigen kann. Auch der Keim von Avicennia, welcher noch innerhalb der Frucht sich zu entwickeln beginnt, zeigt sich schon am Stengel behaart und mit Anfängen von Wurzeln, ebenfalls, wie Warming hervorhebt, der schnelleren Befestigung wegen[5]).

---

1) An den jüngsten Theilen der langen Hauptwurzel von Med. echinata klebten stets einige Erdtheilchen an; die Epidermis muss daher klebrige Beschaffenheit haben. An älteren Theilen schülferte sich die Epidermis in langen Streifen ab.

2) Bei dieser Pflanze sah ich an der kräftigen, früh reichlich verzweigten Keimwurzel keine Haare; die äußere Zellschicht färbt sich früh braun und reißt an einzelnen Stellen in schmale Lappen auf, so dass hier und dort faserartige Streifen abstehen; eine lebhafte Häutung beobachtete ich nicht.

3) Neben Mimosa, Oxybaphus viscosus zeigten auch die Keimwurzeln von Onobrychis ebenoides eine lebhafte Häutung. Erst wenn die Wurzel ein paar Centimeter lang ist, bilden sich an ihren mittleren Theilen kurze cylindrische Haare.

4) Warming, Tropische Fragmente, Engler's Jahrb. IV.

5) Es ist bekannt, dass bei einigen Pflanzen die Radicula des Embryo im Samen behaart ist; besonders bei einigen Meliaceen zeigt sich diese Erscheinung, vergl. Cas. de

Besondere Einrichtungen treffen wir auch in jenen Fällen, wo die Grenze von Hypokotyl und Wurzel stärker verdickt ist, wie z. B. bei Tribulus terrestris, bei dessen Keimling dieselbe durch starke Verbreiterung sich auszeichnet; ganz besonders aber ist diese Verdickung als Befestigungsmittel thätig, wenn sie dicht mit langen Haaren bedeckt ist, wie bei Eucalyptus globulus, ferner bei Limnanthes Douglasii (vergl. S. 547, Fig. 5 *II a, b*); hier ist die Behaarung um so wichtiger, als bei beiden Pflanzen im Beginn der Keimung die Hauptwurzel sehr langsam wächst.

Noch auffallender tritt diese Bedeutung der Wurzelhaare bei jenen zahlreichen Pflanzen hervor, bei denen noch viel mehr die Hauptwurzel bei der Keimung in ihrer Ausbildung zurückbleibt. In solchen Fällen ist auch meistens der Wurzelhals ringförmig verdickt und trägt an dieser Stelle einen sehr dichten Kranz besonders langer Wurzelhaare. Diese Erscheinung ist vorzüglich charakteristisch für die meisten Wasserpflanzen[1]), seien es monokotyle oder dikotyle (vergl. S. 554 und 575), und hängt augenscheinlich damit zusammen, dass infolge der Lebensweise ein lebhaftes Wurzelwachsthum wegen der nicht nothwendigen Wasserzufuhr nicht von großem Vortheil erscheint, es vor allem darauf ankommt, schnell auf möglichst einfache Weise wie durch Haare den Keim zu befestigen, den ganzen Nahrungsvorrath dagegen zu verbrauchen, um die Blätter dem Lichte näher zu führen und früh die Knospe zu entwickeln[2]). Das gleiche Verhalten zeigen ebenso die Cyperaceen, bekanntlich größtentheils Sumpfbewohner, im Gegensatz zu den ihnen sonst so nah verwandten Gramineen. Unter letzteren wären noch die wasserbewohnenden Formen genauer zu beobachten; bei Oryza sativa tritt es schon sehr deutlich hervor, wie beim Beginn der Keimung das Wurzelwachsthum ganz beschränkt ist, so dass bei vielen Keimlingen zuerst der Kotyledon sich erhebt, entsprechend wie bei den Cyperaceen, ein Zeichen, dass die eigenartige Keimungsweise der letzteren nur eine besondere Anpassungserscheinung an den Standort ist[3]). Aber auch solche Pflanzen, welche die entgegengesetzte Lebensweise führen, indem sie auf den dürr-

---

Candolle, Meliacées. Monogr. Phaner., Vol. I. Es wäre möglich, dass in einigen der Fälle die frühe Behaarung die biologische Bedeutung hätte, gleich bei Beginn der Keimung als Festigungsapparat zu dienen, vielleicht aber auch blos als Schutzdecke. Genaueres über die Keimung ist meines Wissens nicht bekannt.

1) Warming hat auch schon darauf hingewiesen, Bot. Notizen, p. 202.

2) Es giebt übrigens einige Sumpf- und Wasserpflanzen, bei welchen die Keimung mehr nach dem gewöhnlichen Typus der Landpflanzen verläuft, z. B. Haloragis Cercodia, bei welcher die Hauptwurzel gleich bei Beginn der Keimung lebhafter wächst, der Kranz von Wurzelhaaren nicht beobachtet wurde. Nach den Angaben in der Literatur gehört hierhin auch Hydrocotyle vulgaris. Buchenau, Der Blüthenstand und die Zweigbildung bei Hydrocotyle vulgaris; Bot. Zeitg. 1866, Nr. 46, Taf. XII, Fig. 1; Comarum palustre (Irmisch in Flora 1861, Nr. 17, Taf. IV, Fig. 10 und 12).

3) Auch die andern Monokotylen, bei denen der Kotyledon zuerst allein wächst und sich gleich aufwärts hebt, wie Ruppia, Phucagrostis etc., sind Wasserpflanzen.

sten Standorten, Sand oder Felsboden üppig gedeihen, wie die Crassulaceen, die Cacteen, weisen eine ähnliche Keimungsart auf. Auch hier, nur aus dem entgegengesetztesten Grunde, nämlich aus Wassermangel des Standortes, hat es keine Bedeutung, ein reiches Wurzelsystem sofort zu entfalten; es gilt, schnell einen Halt zu gewinnen, um die für den Standort so vorzüglich angepassten, fleischigen Organe vor allem zuerst zur Entwickelung zu bringen; die weitere Ausbildung ist dann gesichert.

Die Parasiten[1]), gebunden an ein so eigenartiges Substrat, zeigen mannigfache Einrichtungen, um den Keimling an demselben zu befestigen. Bei den Loranthaceen besorgt die eigentliche Befestigung an die Nährpflanze der Same resp. die Frucht; durch den negativen Heliotropismus des Hypokotyls wird dasselbe dann zum Substrat hingeführt, auf dem es sich mit seiner meist stark verbreiterten Basis festsetzt; erst jetzt entwickelt sich die sofort eindringende Wurzel. Cuscuta-Arten und Cynomorium coccineum keimen im Boden, beide ein langes fadenförmiges Stammglied entwickelnd, welches bei Cuscuta bisweilen noch einzelne Härchen zur lockeren Befestigung zeigt, bei Cynomorium nichts davon aufweist. Die Reizbarkeit für Berührung mit der Nährpflanze nöthigt den herumkreisenden Faden der Cuscuta, sich um dieselbe herumzuschlingen, und in sie eine Saugwurzel zu senden. Der Keimling von Cynomorium, von Anfang an sofort sich aufwärtskrümmend, entwickelt nach den bisherigen, noch sehr unvollständigen Beobachtungen Weddel's bei Berührung mit der Wurzel seiner Nährpflanze die Nebenwurzeln, welche das Eindringen herbeizuführen scheinen. Orobanche-Samen keimen nur in nächster Nähe ihrer Nährpflanzen, nach Koch[2]) nur bei direkter Berührung mit der Wurzel derselben; eine besondere Einrichtung für Befestigung ist infolge dessen nicht nöthig.

Nur sehr wenige Pflanzen, welche frei leben, giebt es, die während der Keimung der Befestigungsapparate entbehren, weil sie derselben nicht bedürfen. Hierzu gehören diejenigen Wasserpflanzen, welche ihr ganzes Leben hindurch schwimmen, wie Pistia-, Lemna-Arten, ferner aber auch Nelumbium. Bei der letztern Pflanze, welche im Boden später wurzelt, bewirkt die Schwere des großen Samens mit den nie hervortretenden, fleischigen Kotyledonen, dass derselbe auf dem Grunde des Gewässers ruhig und fest liegt, und dadurch dem aufstrebenden Epikotyl mit den ersten Blättern Halt gewährt, bis später die Adventivwurzeln hervorbrechen.

Sobald der Keimling im Boden sich befestigt hat, beginnt in jenen Samen mit Nahrungsalbumen sehr viel lebhafter die Thätigkeit der dasselbe verarbeitenden Organe, d. h. in den meisten Fällen der Kotyledonen. Denn jetzt gilt es, die aufwärts dem Lichte zustrebenden Theile des Keimlings emporzuführen.

1) Vergl. die Literatur auf p. 558—559.

2) L. Koch, Untersuchungen über die Entwickelung der Orobanche. Ber. d. deutsch. bot. Gesell. I. p. 188.

Die Kotyledonen saugen während ihres Aufenthaltes im Samen das Endo- resp. Perisperm auf. Nur bei den Nyctagineen bringen sie das Endosperm mit über die Erde, um ihm hier seine letzten Nährstoffe zu entziehen. In sehr vielen Fällen liegt der Embryo mitten im Endosperm, fast von der Länge desselben, so dass die Kotyledonen nicht ihren Ort zu verändern brauchen. Etwas anders gestaltet es sich, wenn der Embryo sehr klein ist und nur in dem äußersten Ende des Endosperms liegt. Hier findet während der Keimung ein Hineinwachsen der Kotyledonen in das Endosperm statt[1]). Besonders auffällig tritt diese Erscheinung ein bei sehr vielen Umbelliferen[2]), hier dadurch befördert, dass für diesen Zweck das Endosperm in der Mitte aus inhaltsleeren, sehr zarten Zellen besteht, welche dem Wachsthum der Kotyledonen nur schwachen Widerstand entgegensetzen. Gleiches findet bei Delphinium elatum, alpinum statt. Der sehr kleine Embryo dieser Pflanzen liegt am Grunde des Endosperms und reicht mit seinen beiden, auseinander gespreizten Kotyledonen in eine centrale, ungefähr schmal ellipsoidische Gewebeschicht hinein, welche sich vor den prall gefüllten Zellen des übrigen Endosperms durch sehr geringen Inhalt und sehr dünne Wandungen auszeichnet. Das Gewebe löst sich leicht von dem Endosperm ab und zerfällt dann oft in einzelne Zellen. Kaum, dass die Keimung begonnen hat, verlängern sich die Keimblätter und durchdringen diese centrale Schicht bis zum andern Ende des Samens.

Ein solches Hineinwachsen des Kotyledons in das Endosperm ist sehr häufig bei Monokotylen; es geschieht meist sehr viel langsamer, weil eine solche centrale, inhaltsleere Schicht fehlt. Bekannt ist die Vergrößerung des Kotyledonarendes bei der Dattel[3]), ebenso die noch viel auffälligere bei der Cocosnuss[4]). Ein bald stärkeres bald schwächeres Anschwellen des Kotyledons beobachtet man in den keimenden Samen vieler Liliaceen, Irideen, Commelyneen (vergl. Fig. 13 *II*), sehr auffallend auch bei den Cyperaceen. Dagegen ist es sehr bemerkenswerth, dass das Scutellum der Gräser während der ganzen Keimung in seiner Größe und Form unverändert bleibt[5]).

Sehr eigenartig geschieht nach den Untersuchungen von Orpen Bower[6])

1) Nach Buchenau, Zur Morphologie von Hedera Helix, Bot. Zeitg. 1864, Nr. 31, findet ein solches Hineinwachsen der Kotyledonen in das Endosperm beim Epheu statt. Auch bei der Keimung von Coffea arabica vergrößern sich die anfangs ganz kleinen Kotyledonen sehr stark, so dass sie schließlich fast den Samen ausfüllen; vergl. Schacht Lehrbuch der Anatomie u. Phys. p. 471.

2) Nicht bei allen ist die centrale Gewebeschicht des Endosperms ausgebildet; wenig hervortretend ist sie bei Opoponax orientale; sie fehlt bei Eryngium pandanifolium.

3) Sachs, Zur Keimungsgeschichte der Dattel, Bot. Zeitg. 1862, p. 249.

4) Vergl. die p. 596 Anm. 4 citirte Literatur, ferner Warming, Den almind. Bot., p. 175, Fig. 140.

5) Sachs, Zur Keimungsgeschichte der Gräser, Bot. Zeitg. 1862, p. 197.

6) Orpen Bower, On the germination and histology of the seedling of Welwitschia mirabilis; Quart. Journ. of microsc. Sc. Vol. XXI. p. 17, Taf. III, Fig. 2, 3, 6.

die Aufsaugung des Endosperms bei Welwitschia mirabilis. Während der Keimung entwickelt sich oberhalb der Hypokotylbasis ein seitlicher Auswuchs, welcher in das Endosperm hineindringt. Diese parenchymatische Wucherung des Hypokotylgewebes entspricht ihrem Bau nach der einseitigen Verdickung bei den Keimlingen der Cucurbitaceen etc. Gefäßbündel befinden sich nicht darin. Wenn die Kotyledonen aus dem Samen herausgezogen sind, vergrößert sich noch dieser Auswuchs und erfüllt die ganze Höhlung im Endosperm, welches noch reich an Nahrungsstoffen ist. Bower hat wohl Recht, dieses Organ als »Feeder« zu bezeichnen und ihm die Rolle zuzuschreiben, die Reservestoffe des Endosperms dem Keimling überzuführen. Noch entwickelter erscheint ein gleiches Organ bei der Keimung von Gnetum Gnemon[1]; bei dieser Pflanze wird dasselbe der Hauptmasse nach von dem Mark und den Gefäßbündeln des Hypokotyls gebildet.

4. Das Heraustreten der Kotyledonen aus dem Samen und das Durchbrechen der Erde.

Wenn die Hauptwurzel in den typischen Fällen bei den Dikotylen den jungen Keimling befestigt und mit Wasser und Salzen versehen hat, zieht allmählich das Hypokotyl die im Samen steckenden Kotyledonen heraus. Der Vorgang beginnt in dem Momente, wo in dem anfangs abwärts gekrümmten Hypokotyl der negative Geotropismus zu wirken anfängt und letzterer dasselbe aufwärts treibt. Da der Same selbst von Erde bedeckt festruht, können nur die lose in ihm liegenden Kotyledonen dem Zuge des Hypokotyls Folge leisten und werden dadurch herausgezogen. Allerdings ist es keine seltene Erscheinung, vielmehr bei kleineren Samen eine sehr häufige, dass der Same mitgenommen wird. Es ist das in jedem Falle ein Nachtheil, weil über der Erde es immer dem Keimling Mühe macht und Zeit kostet, die Schale abzustreifen, er während dessen nicht recht ergrünen und zu assimiliren beginnen kann. Auffallender ist der Schaden für den Keimling, wenn der Same größer, die Schale fester ist. Bei reichlichen Aussaaten beobachtet man immer, wie solche Keimlinge kränkeln, gegen die normal hervortretenden zurückbleiben und häufig zu Grunde gehen, wenn es zu lange mit der Befreiung ihrer Kotyledonen dauert. Deshalb ist es so wichtig, dass die Samen in der Erde befestigt werden; die mannigfachen Einrichtungen an der Testa von Samen, welche früher ausführlich behandelt worden sind, gewinnen aus diesem Gesichtspunkt ihre Hauptbedeutung. Bei sehr vielen Samen und Früchten finden wir, um denselben Nachtheil zu vermeiden, auch andere Einrichtungen, welche

1) Orpen Bower, The germination und embryogeny of Gnetum Gnemon, Quarterl. Jour. of microsc. Sc. XXII, p. 281, Taf. XXII, Fig. 12, 17, 18.

am Keimling selbst erst während seiner Entwickelung entstehen, Einrichtungen, welche alle dahin gehen, die Basis des Hypokotyls mit irgend einem Theile des Samens resp. der Frucht in feste Verbindung zu bringen. Dadurch gewinnt das Hypokotyl einen sehr viel festeren Stützpunkt, um die Kotyledonen aus der oft engen Oeffnung des Samens herauszuziehen, und der letztere selbst bleibt im Boden. Hierhin gehören die früher beschriebenen, einseitigen Verdickungen an der Hypokotylbasis bei Cucurbitaceen und Nyctagineen. Gerade viele der flach gedrückten, endospermfreien Samen[1]) und Früchte mit sehr ausgebildeten, großen Kotyledonen weisen solche Einrichtungen auf. Die Cucurbitaceen zeichnen sich der Mehrzahl nach durch solche Samen aus; die fast kugeligen Samen von Sicyosperma gracile dagegen bilden bei der Keimung auch kein Stemmorgan aus. Ferner gehört hierhin Lindheimeria texana mit ganz flachen, breit geflügelten Achaenen; ebenso Mimosa pudica, Cuphea-Arten mit platten Samen. Bei den platten, geflügelten Früchten von Ulmus effusa (Fig. 23, *II*) durchbricht die Hauptwurzel den Flügel mit einem Loche, in welchem sich die etwas verdickte Hypokotylbasis festklemmt. Bei mehreren Cruciferen mit ähnlichen Früchten treten solche Einrichtungen auf, z. B. bei Peltaria angustifolia, ferner Biscutella auriculata. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass auch anders gebaute Samen das Gleiche zeigen. Die dick eiförmigen Früchte der Nyctagineen, die hartschaligen, großen Samen der Martynia-Arten weisen entsprechende Einrichtungen auf.

In mannigfaltiger Weise geschieht die Benutzung der Samen- resp. Fruchttheile von Seiten des sich daran befestigenden Hypokotyls. Während in den meisten der eben erwähnten Fälle das Hypokotyl mit seiner einseitigen Verdickung sich gegen die untere Klappe der zweitheilig aufspringenden Schale feststemmt, legt es sich bei den Scabiosa-Arten an den breiten Schirm der Früchtchen an (Fig. 4). Bei Globularia nudicaulis schmiegt sich das einseitig verdickte Hypokotyl an den Kelchrand, welcher die eiförmigen Früchtchen an der Spitze umgiebt; in ähnlicher Weise stemmt sich die verdickte Basis dem Kelche der Früchte von Armeria alpina[2]) an. Bei Pedicularis Sceptrum carolinum (Fig. 23, *I*) ist die faltige, durchscheinend

---

1) Dass es von dieser Regel auch Ausnahmen giebt, will ich beiläufig erwähnen. Die platten Samen von Asclepias Cornuti, incarnata, welche übrigens Endosperm besitzen, zeigen keine besondere Einrichtung der Befestigung. Bei Asclepias incarnata fiel es mir auf, wie viele Keimlinge die Samenschale über die Erde brachten.

2) Die Hauptwurzel wächst bei dieser Pflanze anfangs sehr wenig, die Wurzelhaare sind aber auffallend lang und zur Zeit, in der die Kotyledonen über die Erde hervorbrechen, übertreffen sie noch häufig die Wurzel an Länge. Die Verdickung am Collum ist nicht immer gut ausgebildet; das Hypokotyl gleitet nicht selten von der Frucht ab. Noch weniger ist die Einrichtung bei Statice sinuata, einer Pflanze der attischen Meeresniederung, ausgebildet. Die schmalen langen Früchtchen sind mit den vertrockneten Blüthentheilen besetzt, in welche sich bisweilen das an der Basis nur wenig verdickte Hypokotyl festsetzt.

gelbe Haut, welche den Samen umgiebt, derjenige Theil, an welchem vermittelst langer Haare und einseitiger Verdickung das Hypokotyl sich befestigt. Bei Isatis tinctoria benutzt dasselbe den Spalt, welcher durch das Heraustreten der Wurzel an den schmal eiförmigen Früchtchen gebildet wird.[1]) Eine besondere, wenn auch nicht hoch entwickelte Art der Befestigung bietet Comarum Salesowii dar (Fig. 23, *III*). Die eiförmigen, leicht gekrümmten braunen Früchte sind mit langen silberweißen Haaren bedeckt, welche im trockenen Zustande ziemlich wirr und unregelmäßig von der Fruchtwand abstehen. Beim Liegen in Wasser krümmen sich die langen Haare alle mehr oder minder in der Weise, dass sie sich nach dem Mikropylende hinüber legen und hier einen dichten, wolligen Schopf bilden. Durch ihn dringt zuerst die Wurzel; es folgt das Hypokotyl, welches aber, an der Basis wulstförmig verdickt, sich darin festsetzt, indem die zahlreichen Haare des Wurzelhalses sich auf's innigste mit den Haaren der Fruchtwand verflechten.

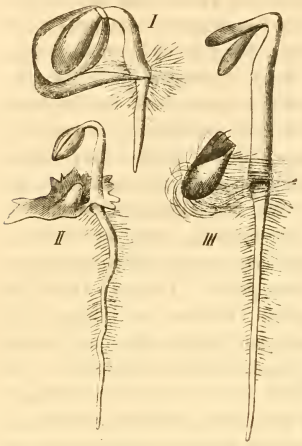


Fig. 23. *I* Keimling von Pedicularis Sceptrum carolinum; *II* dito von Ulmus effusa; *III* dito von Comarum Salesowii.

In allen den erwähnten Fällen kommt es hin und wieder auch vor, dass das Hypokotyl nicht seinen Halt findet, von den Samen abgleitet und daher ohne Befestigung am Samen die Kotyledonen herausziehen muss. Vielleicht am seltensten ereignet sich diese Erscheinung bei Medicago echinata, Onobrychis caput galli[2]) (Fig. 24, *I*), bei welchen, wie oben erwähnt (S. 597), in der harten Fruchtwand Löcher vorhanden sind, durch welche die Wurzel in die Erde dringt. Das Hypokotyl, dicker als die Wurzel, klemmt sich in dem Loch fest, wozu noch kommt, dass seine darin steckende Basis sich

---

1) In ähnlicher Weise benutzt das Hypokotyl den Spalt, welchen die Wurzel beim Hineindringen in die Erde an der Basis des rinnenförmigen Schnabels von Scandix australis hervorruft.

2) Onobrychis ebenoides, ebenso wie caput galli, häufig auf den Phrygana-Hügeln Atticas, besitzt ebenfalls nicht aufspringende Hülsen, welche häufig noch vom silbrig behaarten und am Rande mit stacheligen Zähnen versehenen Kelch umgeben ist. Die Früchte selbst sind einsamig, an ihrem breiteren, oberen Rande mit 3 Reihen gewimperter, stacheliger Fortsätze versehen; die mittlere krönt die Frucht in Form eines Kammes. Bei der Keimung klemmt sich das an der Basis verdickte Hypokotyl in das Loch der Fruchtwand, welches erst durch die Wurzel hervorgebracht wurde, fest und hebt dann, die Frucht oberhalb aufklappend, die Kotyledonen ähnlich wie Onob. caput galli empor.

stärker verdickt; einen solchen Keimling kann man nur mit Gewalt aus der Frucht herausziehen.[1]) Bei dieser Keimungsart muss auch das Hypokotyl die Kotyledonen durch eine andere Oeffnung des Samens resp. der Frucht herausziehen als die von der Wurzel gemachten; bei Medicago echinata klappt die Frucht an der Rückenkante durch den Druck der dagegen stemmenden Kotyledonen auf, ebenso ähnlich bei Onobrychis.

Während bei der Mehrzahl der Dikotyledonen das Hypokotyl die Kotyledonen herauszieht, wird in einer Reihe von Fällen, welche dem Typus von Smyrnium etc. angehören, dasselbe durch das Wachsthum der Kotyledonarstiele erreicht. In seiner Bedeutung noch mehr zurücktretend erscheint das Hypokotyl bei den Monokotylen, bei welchen der Kotyledon seine Rolle übernimmt. In sehr vielen Fällen bleibt derselbe unterirdisch, das erste Blatt resp. das Epikotyl durchbricht die Scheidenhöhle des Kotyledons; in anderen tritt er mit seiner Scheide vor; bei dem Allium-Typus (vergl. S. 573) zieht er sich selbst aus dem Samen heraus. Solche besondere Einrichtungen entsprechend wie bei den Dikotylen für die bequemere Befreiung der im Samen steckenden Theile finden wir hier nicht; nur Formen des Allium-Typus, z. B. Bowiea volubilis (Fig. 15, *II*), ferner die Commelyneen (vergl. Fig. 13, *I b, c*) zeigen eine auffallendere Verdickung der Wurzelgrenze. In keinem Falle war bisher ein Festhaften des Keimlings an dem Samen durch solche Verdickungen zu beobachten.

Die Art und Weise, in welcher die Kotyledonen selbst bei dem Hervortreten aus dem Samen über die Erde sich verhalten, ist sehr charakteristisch. In den meisten Fällen der Dikotyledonen erscheinen sie in einer bestimmten Weise dem Hypokotyl anliegend. Durch eine Krümmung der oberen Theile desselben oder der Basen der Kotyledonen kommt die bekannte Nutation[2]) der Keimlinge zu Stande; bei den hypogäisch keimenden Samen zeigt die entsprechende Krümmung das erste Blatt resp. das Epikotyl. Die Krümmung kann man sich wohl als nothwendige Folge der Lage des Embryo und seines Verhaltens bei der Keimung vorstellen. Die allermeisten Samen und Früchte sind so gebaut, dass, wenn sie auf den Boden fallen, der Embryo in horizontaler Lage sich befindet. Ist der Same festgehalten, strebt das Hypokotyl vertikal aufwärts, und es können die Kotyledonen meistens nicht anders als in der bestimmten Weise anliegend aus dem Samen gezogen werden. Doch ist zu bemerken, dass die Nutation ebenso eintritt, wenn der Same eine andere Lage beim Keimen einnimmt, wenn auch nicht immer,

1) Schon weniger ausgebildet ist die Erscheinung bei den kleineren und weniger harten Früchten von Onobrychis arenaria. Hier gleitet vielfach das Hypokotyl durch das Loch nach unten in die Erde. Bei Medicago intertexta klemmt sich das am Wurzelhals mäßig verdickte Hypokotyl zwischen die Windungen der schneckenförmig eingerollten Frucht fest; bei Med. terebellum gewinnt der Keimling auch einen gewissen Halt an der Fruchtwand.

2) Vergl. Sachs, Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl., p. 828.

da Wiesner bei Linum[1]) und Rimmer[2]) bei Helianthus beobachteten, dass bei vertikaler Lage des Samens die Nutation bisweilen unterbleibt. Rimmer konnte auch bei einem Theil von jenen Keimlingen, welche rotirend um eine horizontale Drehungsaxe herangewachsen waren, keine Nutation beobachten. Eine genauere Erklärung dieser Erscheinung, eine klare Zurückführung derselben auf bestimmte äußere Ursachen ist bisher nicht gelungen darzulegen.[3]) Dagegen hat Wortmann[4]) gezeigt, dass die Nutation des Epikotyls bei Phaseolus multiflorus von äußeren Bedingungen abhängt, insofern durch den Lichtmangel die Wachsthumsenergie während der ersten Keimungsstadien auf der einen Seite der andern gegenüber gesteigert wird. Stellt man den Versuch so an, dass Licht von genügender Intensität von Anfang an das Wachsthum des Epikotyls beeinflussen kann, wird das Längenwachsthum desselben auf allen Seiten gleich stark; die Nutation tritt nicht ein.

Die Nutationskrümmung findet unter normalen Verhältnissen meistens in einer Ebene statt; der Krümmungswinkel beträgt gewöhnlich 180°. Bei sehr vielen Papilionaceen ist es dagegen Regel, dass die Kotyledonen einen Winkel von 90° mit dem Hypokotyl machen. Mannigfache Abweichungen treten übrigens je nach Individuen derselben Species auf; revolutive Nutationen beobachtet man häufig bei Cruciferen u. a. Besonders mannigfaltig sind die Krümmungen, wenn das Hypokotyl über der Erde die Kotyledonen aus der Samenschale herausziehen muss. Individuell verschieden ist auch die Art und Weise, in welcher die Kotyledonen dem Hypokotyl anliegen; bei den einen Exemplaren z. B. von Ricinus liegen sie mit ihrer breiten Flächenseite ihm an, bei andern mit den schmalen Kanten.[5])

Diese Nutation der Keimlinge kann man wohl mit Recht, wie Haberlandt[6]) und Darwin hervorheben, als eine Schutzeinrichtung für die zarten.

---

1) Wiesner, Die undulirende Nutation der Internodien; Sitzber. d. Wiener k. Ak. d. Wiss., math. naturw. Cl., Bd. 77.

2) Fr. Rimmer, Über die Nutationen und Wachsthumsrichtungen der Keimpflanzen; Sitzber. d. Wiener k. Ak. d. Wiss., I. Abth. 1884, Bd. 89, Sep. p. 9. Doch blieben immer nur wenige Keimlinge ganz gerade.

3) Rimmer, l. c., führt die Nutation bei Keimlingen von Helianthus, Cucurbita, Phaseolus vulgaris zum Theil auf spontane Ursachen, zum Theil auf Belastung durch die Kotylen zurück. Letzteres geht aber durchaus nicht zwingend aus seinen Versuchen hervor, ebenso wenig wie aus denjenigen Haberlandt's, Schutzeinrichtungen, p. 73—76; vergl. die Kritik bei Dufour, Etudes d'anatomie et de physiologie végétale. Diss. inaug., 1882, p. 26—39; ferner Wyplel, Beiträge zur näheren Kenntnis der Nutation. Oesterr. bot. Zeitsch. 1879.

4) Wortmann, Studien über die Nutation der Keimpflanze von Phaseolus multiflorus; Bot. Zeitg. 1882, Nr. 52. Rimmer, l. c., p. 15, welchem es nicht gelang, die Versuche mit gleichem Erfolg nachzumachen, verneint einfach die Richtigkeit und nimmt an, dass die Nutation des Epikotyls rein spontan sei.

5) Vergl. auch Haberlandt, l. c., p. 73.

6) Haberlandt, l. c., p. 69; Darwin, Bewegungsverm., p. 63 u. w.

jugendlichen Theile der Plumula auffassen. Als eine besondere Einrichtung für das bequemere Herausziehen sowohl aus dem Samen, wie aus der Erde finden wir bei jenen Pflanzen ausgebildet, bei welchen die im Samen flach aufeinander liegenden, dünnen, blattförmigen Kotyledonen für den Moment des Heraustretens sich zu einem Cylinder einrollen, so dass sie eine sehr viel kleinere Fläche einnehmen und sehr viel leichter und bequemer ohne Verletzung an's Licht befördert werden. Schon früher wurde auf diese Erscheinung bei der Keimung von Carica hastaefolia aufmerksam gemacht (S. 549, Fig. 6). Aehnlich verhalten sich Acalypha brachystachya und caroliniana. Die Samen keimen nach dem Typus von Ricinus. Während des Aufsaugens des Endosperms rollen sich die flachen Kotyledonen zu convolutiver Lage um einander und bilden so einen kurzen, schmalen Cylinder. Bei Smyrnium olusatrum rollt sich jeder Kotyledon in dem Maße, als er aus der Frucht tritt, für sich allein zu einem Hohlcylinder ein und wird in dieser Form von seinem Stiel über die Erde gehoben (S. 551 Fig. 7).

In denjenigen Fällen, in welchen schon innerhalb des Samens die Kotyledonen um einander gerollt sind, ist ihr Verhalten bei dem Heraustreten verschieden. Bei den Calycanthus-Arten, in deren Samen die großen dicken Kotyledonen spiralig um einander gerollt sind, werden dieselben genau in gleicher Lage über die Erde gebracht, wo sie sich dann erst entfalten; ebenso verhalten sich die Kotyledonen von Rivina brasiliensis, welche in der Weise gerollt sind, dass der eine den andern fast ganz umschließt. Bei Leontice Leontopetalum dagegen wurde beobachtet, dass noch während des Herausziehens aus dem Samen die vorher ineinander gefalteten Kotyledonen sich schon flach ausbreiteten.

Gegenüber dem bisher besprochenen, bei den allermeisten Dikotylen vorkommenden Typus des Hervortretens der Kotyledonen fallen um so mehr die wenigen Fälle auf, in denen keine Nutation dabei stattfindet. Diese besondere Art der Keimung wurde bei zwei Compositen beobachtet, Cardopatium corymbosum und Atractylis cancellata, beides Pflanzen des Mittelmeergebietes.

Cardopatium corymbosum, hauptsächlich dem Orient angehörend, aber auch in den Meeresniederungen Attica's[1]) verbreitet, hat ungefähr eiförmige Achaenen, welche dicht mit langen, steifen, sehr spitzen Stacheln besetzt sind, die mit ihrem unteren Theile fest der Frucht anliegen, mit ihrem oberen schief davon abstehen. Der Same selbst ist von einer dünnen Testa umgeben, welche besonders am Chalazaende mit langen Haaren bedeckt ist. Bei der Keimung (Fig. 24, *II a, b*) tritt die dünne Hauptwurzel etwas seitlich vom Mikropylende in die Erde. Sowie das Hypokotyl aus derselben Oeffnung nach außen dringen will, klemmt es sich mit seiner dickeren Basis in dem Loche fest. Jetzt streckt es sich nach dem anderen Ende, die

1) Vergl. Heldreich, Pflanzen d. attischen Ebene.

Kotyledonen vor sich herschiebend, durchstößt die Frucht am Chalazaende und krümmt sich geotropisch aufwärts. Die beiden dicken, etwas fleischigen Kotyledonen, fest aneinanderliegend — der eine den andern kleineren etwas umfassend — bilden einen Keil, welcher durch das aufwärts wachsende Hypokotyl durch die Erde getrieben wird und in aufrechter Lage dieselbe durchbricht. Meistens sind die beiden Kotyledonen an ihrer Spitze von einer Kappe als einem Schutzorgan bedeckt, dem oberen behaarten Theil der zerrissenen Testa (Fig. 24, *II a*). Entsprechend verläuft die Keimung von Atractylis cancellata, deren Achaenen von einem dichten Filz seidenglänzender Haare bedeckt sind. Die Haare richten sich bei Befeuchtung auf und spreizen von der Frucht ab, besonders am Mikropylende. Das Hypokotyl, an der Basis ein wenig verdickt, bleibt damit am unteren Ende der Frucht fest sitzen, indem die Wurzelhaare der Basis sich mit den Fruchthaaren innig verflechten. Jetzt verlängert sich das Hypokotyl nach dem anderen Ende der Frucht hin und bringt die Kotyledonen ohne jede Nutation über die Erde[1]).

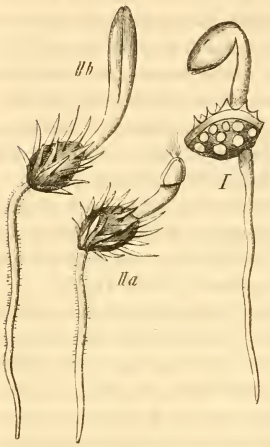


Fig. 24. *I* Keimling von Onobrychis caput galli; *II a, b* Keimung von Cardopatium corymbosum.

Das Hervortreten der beiden Kotyledonen in Form eines Keiles entspricht der bei den Monokotylen sehr häufigen Erscheinung, dass die Kotyledonarscheide keilförmig die Erde durchbricht, wie bei den Gramineen, Cyperaceen. In vielen anderen Fällen ist es das erste Blatt, so bei allen jenen Pflanzen, Liliaceen, Palmen etc., bei welchen der Kotyledon unterirdisch bleibt. Dagegen tritt bei jenen Monokotylen, welche nach dem

---

1) Man könnte sich wohl vorstellen, dass dieses Hervortreten der Kotyledonen ohne Nutation darin seinen nächsten Grund finde, dass infolge des besonderen Baues der Frucht, nachdem das eine Ende durch Einklemmen des Hypokotyls verstopft ist, letzteres nicht anders könne, als direkt die Kotyledonen vor sich herzuschieben und sie am entgegengesetzten Ende herauszubringen. Die bei den übrigen Samen und Früchten bestehende mechanische Nothwendigkeit der Nutation findet hier nicht statt. Doch dagegen ist zu bemerken, dass es auch Fälle giebt, in denen bei sonst sehr ähnlichen Verhältnissen wie bei Cardopatium, Atractylis doch eine Nutation eintritt. Inula candida ist eine Felsenpflanze Attica's und besitzt schmal lineale Achaenen. Das Hypokotyl klemmt sich am Mikropylende fest, nachdem die Wurzel herausgetreten ist; der Wurzelhals, dicht mit Haaren bekleidet, befestigt die Stellung durch Ankleben an Erdtheilchen, andererseits an die Fruchtwand. Das Hypokotyl kann nicht anders als am Pappusende herausbrechen; es stößt die Kotyledonen vor sich her, an seiner Spitze aber vorher nutirend und die Kotyledonen in typischer Weise über die Erde bringend.

Alliumtypus keimen, resp. in der Weise von Typha angustifolia, der Kotyledon in Form eines Bogens über die Erde.

Diese Erscheinungsformen, auf deren Zweckmäßigkeit für das Durchbrechen der Erde ebenso, wie bei den Nutationen der dikotylen Keimlinge Haberlandt und Darwin hingewiesen haben, sind vor allem immer bedingt durch die Art und Weise der ersten Keimungsvorgänge. Das wesentlichste Moment bleibt immer das Heraustreten aus dem Samen; in derselben Form, wie der Keimling dieses besorgt, führt er auch das Durchdringen des Erdbodens aus und solche Krümmungen, Nutationen treten auch bei den Wasserpflanzen z. B. den Helobiae etc. ein, bei welchen ein Durchbrechen der Erde nicht in Betracht kommt.[1]

5. Die Entfaltung der Kotyledonen und der ersten Laubblätter über der Erde.

Abgesehen von den hypogäisch keimenden Dikotyledonen und Monokotyledonen werden in der Mehrzahl der Fälle die Kotyledonen die ersten assimilirenden Organe, indem sie sich über der Erde unter dem Einflusse des Lichtes entfalten.[2] Ihre Bedeutung als Ernährungsorgane für die betreffende Pflanze ist sehr verschieden je nach ihrer Größe und ihrer Lebensdauer. Bei manchen Pflanzen sind sie schon nach einigen Wochen verwelkt, z. B. bei Claytonia perfoliata, Nolana atriplicifolia etc.; auch die Kotyledonen von Verbena angustifolia gehen früh zu Grunde, die etwas fleischigen Keimblätter von Cardiospermum Halicacabum gleich nach der Bildung der ersten Laubblätter. In zahlreichen anderen Fällen bleiben die Kotyledonen mehrere Monate; bei Adonis aestivalis, Fumaria officinalis etc. bleiben sie nach Winkler[3] bis zur Blüthezeit und noch länger. Manche Pflanzen zeichnen sich dadurch aus, dass die Kotyledonen im ersten Jahre die einzigen Blätter sind, so die Corydalis-Arten[4], welche mit einem Keimblatt keimen, ferner Carum[4] Bulbocastanum, Bunium petraeum etc. Nach Winkler[3]

1) Es kann sogar vorkommen, dass die Nutation nur während des Herausziehens der Kotyledonen aus dem Samen beibehalten wird, dass dagegen noch innerhalb der Erde die Krümmung ausgeglichen wird, die Kotyledonen in aufrechter Stellung durch die Erde dringen. Ich beobachtete diese Erscheinung bei der Keimung von Sellieria radicans, an sämmtlichen Exemplaren einer Aussaat. Doch ist nicht untersucht, auf welche Ursachen hin die Aufhebung der Nutation erfolgte. Die Samen lagen zufällig tiefer als gewöhnlich; sollte vielleicht aus spontanen Ursachen nach gewisser Zeit des Wachsthums des Hypokotyls dasselbe sich gerade strecken?

2) Vergl. Detmer, Über Photoepinastie der Blätter. Bot. Zeitg. 1882, Nr. 46. Ob das Licht bei allen Pflanzen die Aufhebung der Nutation und Entfaltung der Kotyledonen bewirkt, ist fraglich; vergl. Anm. 1.

3) Winkler, Die Keimblätter der deutschen Dikotylen, p. 40.

4) Vergl. die früher citirte Literatur, p. 562; eine Liste solcher Pflanzen giebt Winkler, l. c., p. 32; es sind außer den genannten Eranthis hiemalis, Aconitum Anthora,

kommt es beim Epheu sogar vor, dass die Kotyledonen noch an zweijährigen Keimpflanzen vorhanden sind.

Gegenüber der endlosen Mannigfaltigkeit der Blattformen bei den ausgewachsenen Pflanzen tritt uns in den Gestalten der Kotyledonen eine viel größere Gleichförmigkeit entgegen; die einfachen, ganzrandigen Formen walten vor: solche vielfach gelappte, getheilte Kotyledonen wie bei der Linde, ferner bei Lepidium sativum sind immer nur seltene Fälle. Dass dabei im Einzelnen die Gestalt, Größe, der Bau der Kotyledonen je nach den Gattungen, Arten mannigfache Variationen zeigen, braucht nicht besonders hervorgehoben zu werden. Im Allgemeinen sind uns diese Verschiedenheiten in den Blattformen hinsichtlich ihrer biologischen Bedeutung für die Pflanze ein Räthsel; und es ist hier um so weniger angebracht, auf einzelne Formbeschreibungen einzugehen, als gerade in den meisten Keimungsarbeiten die Gestalten der Kotyledonen mit besonderer Vorliebe behandelt worden sind.[1]) Nur auf einige Punkte von allgemeinerer Bedeutung mag hier hingewiesen werden.

Die Gestalt der Kotyledonen zeigt bei manchen Familien sich innerhalb gewisser Grenzen gleichartig ausgebildet, oft noch mehr als in derselben Familie die Laubblätter. So besitzen die verschiedenen Papilionaceen mit einfachen, dreizähligen, gefiederten Blättern Kotyledonen, welche einem gemeinsamen Typus angehören. Die beiden Keimblätter sind etwas fleischig, ungefähr elliptisch, dabei etwas unsymmetrisch, da sie an dem einen Seitenrande ein wenig konvex, auf dem andern konkav erscheinen. Auch die verschiedenen Convolvulaceen haben einander ähnlich gestaltete, meist tief herzförmige, blattartige, große Kotyledonen. Ebenso kehrt bei Labiaten[2]) Malvaceen, Geraniaceen ein gewisser gemeinsamer Charakter in den Kotyledonen der verschiedenen Arten wieder. Andererseits ist es aber kein seltener Fall, dass selbst bei nahe verwandten Formen die Keimblätter sich in ihrer Ausbildung unterscheiden; es geht sogar so weit, dass die eine Art hypogäisch keimt, die andere epigäisch, die Kotyledonen beider sind dann sehr verschieden. So verhält es sich, wie seit lange bekannt ist, mit Rhamnus frangula und cathartica, nach WINKLER[3]) mit Mercurialis perennis und annua; die zuerst genannten Arten der beiden Gattungen keimen unterirdisch, die anderen oberirdisch.

Eine sehr bemerkenswerthe Thatsache ist es, dass die Gestalt der Kotyledonen sich sehr scharf von den darauf folgenden Laubblättern unterscheidet.

Chaerophyllum bulbosum, Smyrnium perfoliatum, Dentaria enneaphyllos, digitata, bulbifera.

1) Über die morphologischen Verhältnisse bei den Keimblättern der deutschen Dikotylen, vergl. WINKLER, l. c.

2) Vergl. IRMISCH, Beiträge zur vergl. Morph. d. Pfl., Abtheilg. II, 1856, Taf. III und IV.

3) WINKLER, Über die Keimpflanze der Mercurialis perennis, Flora 1880, Nr. 22.

Allerdings deshalb in jenen Fällen, wo die Keimblätter mit den letzteren mehr oder weniger übereinstimmen, wie bei Cyclamen, Pinguicula, Viscum, mit Winkler anzunehmen, dass diese Pflanzen keine Keimblätter besitzen, ist deshalb nicht berechtigt, weil sie auf einer zu eng gefassten Begriffsbestimmung beruht, welche sich doch nicht allgemein durchführen lässt. Denn es giebt außer den genannten einerseits Fälle, in denen auch beide Kotyledonen den folgenden Laubblättern gleich oder sehr ähnlich gestaltet sind, nach Winkler[1]) bei Spergula, nach Bower[2]) bei Gnetum Gnemon, andererseits solche Fälle, wo ein allmählicher Übergang von der Gestalt der Kotyledonen zu der der Laubblätter sich findet. Dieses zeigt sich besonders bei jenen Pflanzen mit Primärblättern; ganz allmählich geht z. B. in der Reihe der aufeinanderfolgenden Blätter die lineale, fadenartige Form des Kotyledons bei Alisma Plantago[3]), arcuatum in die langgestielte, eiförmige Gestalt der späteren Laubblätter über.

Dass nun in so sehr vielen Fällen ein solch scharfer Unterschied der Keim- und Laubblätter sich vorfindet, steht wohl mit verschiedenen Erscheinungen in Beziehung. Der zunächst liegende Gedanke wäre, aus der Form der Kotyledonen einen Rückschluss auf die phylogenetische Entwickelung der betreffenden Art zu ziehen, in diesen einfachen Blattgestalten die Blattformen der Vorfahren zu erkennen. In der That erscheint in manchen Fällen eine solche Auffassung berechtigt. So werden wir annehmen können, dass die Urtypen der Papilionaceen solche einfache Blätter gehabt haben, wie sie jetzt nur noch in den Kotyledonen bei den verschiedenen Arten mit den mannigfaltigsten Blattbildungen uns entgegentreten. Man kann denn wohl in gewisser Weise sagen, dass in der Periode der Keimung jedes Individuum in ganz kurzen Zügen den Entwickelungsgang durchläuft, welchen die Art, der es angehört, im Laufe der Zeiten durchmessen hat. Auffallender ist die Erscheinung bei jenen Pflanzen, bei welchen nicht blos die Kotyledonen, sondern auch die darauf folgenden Primärblätter von den später erscheinenden sich abweichend verhalten. Goebel[4]) hat auf die Bedeutung in phylogenetischer Beziehung aufmerksam gemacht. So haben jene Pflanzen, deren Laubblätter rudimentär oder nicht vorhanden sind, wie bei Lathyrus Aphaca[5]), Nissolia, die neuholländischen Akazien[5]), noch Kotyledonen, welche denjenigen anderer normal beblätterter, ihnen sonst nahe stehender Leguminosen durchaus entsprechen. Auch dort, wo die Blätter

1) Winkler, l. c., p. 33.

2) Orp. Bower, The germination etc.; Quarterly Journ. of microsc. Sc. XXII, p. 281.

3) Vergl. Goebel, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes; Bot. Zeitg., 1880, p. 836.

4) Goebel, Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane, Breslau 1883, p. 252 u. w.

5) Hildebrand, Über die Jugendzustände solcher Pflanzen, welche im Alter von ihren Verwandten abweichen; Flora 1875, Nr. 20—21.

eine besonders abweichende Ausgestaltung erfahren haben, wie bei den rankentragenden, den fleischfressenden Pflanzen, zeigen die Kotyledonen von diesen Besonderheiten nichts oder wenig; sie sind einfache Blätter und entsprechen den Blattformen der unmittelbaren Vorfahren jener Gewächse. Die Kotyledonen von Cobaea[1]), Cucurbita, Sicyos etc. entbehren der Ranken, diejenigen der Drosera[2])-Arten besitzen nicht die Ausrüstung mit Tentakeln.

Eine solche Zurückführung der Kotyledonenformen auf Blattformen der Vorfahren und damit der Gewinn einer Erkenntnis der Stammesentwickelung aus ersteren, ist jedoch nur in sehr engen Grenzen und nicht in vielen Fällen möglich. Die große Einfachheit in Form und Bau der Kotyledonen kann und wird auch mit andern Umständen zusammenhängen. Die sehr einfache Rolle, welche die Kotyledonen der meisten Pflanzen spielen, sei es als Vermittler der Reservenahrung des Endosperms, sei es auch noch als die ersten, meist nur sehr kurze Zeit funktionirenden Assimilationsorgane, bedingt auch nur einfache Blattgestaltungen im Gegensatz zu den eigentlichen Laubblättern, an welche sehr gesteigerte Ansprüche in Bezug auf Assimilation, Transpiration etc. gemacht werden. In jenen Fällen, wo die Kotyledonen länger lebensthätig und mehr von Bedeutung für die Pflanze sind, erscheinen sie auch stärker und anders ausgebildet, unabhängig von der Stammesverwandtschaft. Bei den Fumariaceen sind meistens die Kotyledonen lancettlich; der eine Kotyledon von Corydalis[3]) fabacea, cava, welcher im ersten Jahre das einzige assimilirende Organ darstellt, ist dagegen größer und breiter; ja bei Capnorchis[3]), Cucullaria ist dieses Keimblatt tief dreitheilig. Die Keimblätter der Smyrnium-Arten unterscheiden sich von denjenigen der meisten andern Umbelliferen durch ihre stärker ausgebildete laubblattartige Natur; auch bei diesen Pflanzen sind sie für die Weiterentwickelung derselben von größerer Bedeutung. Man kann daher für andere Fälle die Kotyledonen als auf einer unteren Stufe der Entwickelung stehen gebliebene Laubblätter ansehen und in gewisser Weise den Niederblättern vergleichen, welche ebenfalls in Folge ihrer eingeschränkten Funktionen einfachere Gestaltungen angenommen haben. Goebel hat durch experimentellen Nachweis seine Auffassung begründet, dass die Niederblätter unentwickelte Laubblätter sind, dass sie unter bestimmten äußeren Einflüssen zu normal gestalteten sich ausbilden. Als solche Hemmungsbildungen fasst Goebel[4]) auch jene Primärblätter auf, welche Übergangs-

1) Vergl. Goebel, l. c., S. 257.

2) Groenland, Note sur les organes glanduleux du genre Drosera; Ann. des Scienc. nat. Sér. IV, T. 3, 1855, p. 302. Irmisch, Notiz über Drosera intermedia und rotundifolia; Bot. Zeitg. 1856, Nr. 42. Nitschke, Wachsthumsverhältnisse des rundblättrigen Sonnenthaues; Bot. Zeitg. 1860, Nr. 7.

3) Vergl. Irmisch, Über einige Fumariaceen; Abhandl. d. naturf. Gesellsch. Halle, Bd. VI, 1862.

4) Goebel, l. c., p. 260.

formen der Kotyledonen zu den typischen Laubblättern darstellen. Es wäre die Frage, ob nicht auch die Kotyledonen in manchen Fällen ihre einfache Form einer ähnlichen Hemmung verdanken, welche vielleicht überwunden wird, wenn es gelingt, die Kotyledonen längere Zeit als Hauptassimilationsorgane bei jungen Pflanzen zu erhalten.

Das Hypokotyl ist bisweilen entsprechend den Kotyledonen von den ihm folgenden Internodien deutlich unterschieden; so ist es z. B. glatt, wenn die Internodien behaart sind, wie bei Ligustrum vulgare, Urtica pilulifera, Maclura aurantiaca, Campanula medium, Asclepias cornuti etc. Doch giebt es andrerseits sehr viele Keimlinge behaarter Pflanzen an denen das Hypokotyl schon die Haarbekleidung trägt, z. B. bei Geum atrosanguineum, Erinus alpinus, Biophytum sensitivum, Moscharia pinnatifida, Salvia coccinea etc. Andere Unterschiede finden sich mitunter auch in der Form; so ist das Hypokotyl von Galium saccharatum cylindrisch, glatt, das nächste Internodium fast vierkantig, an jeder Seitenfläche gerieft.

Sehr verschieden ist das Verhalten des Hypokotyls bezüglich des Hervortretens über die Erde. Bei einer großen Reihe von Pflanzen, z. B. denen, welche dem Typus von Smyrnium angehören, allen hypogäisch keimenden Dikotylen und sämmtlichen Monokotylen, bleibt das Hypokotyl unterirdisch. Seinem größten Theile nach oder vollständig verbirgt es sich auch bei den Scorzonereen, bei Kentrophyllum lanatum. Aber selbst wenn es bei solchen Keimlingen anfangs deutlich hervortritt, so wird es sehr häufig bei der Weiterentwickelung der Keimpflanze unterirdisch, indem diese sich mehr und mehr in den Boden hineinzieht, bis die Kotyledonen demselben aufliegen. Diese interessante Erscheinung ist zuerst von Tittmann[1]) an den Keimlingen von Daucus beobachtet worden. Irmisch[2]) erkannte, dass das Hineinziehen durch Verkürzung der Wurzeln vor sich gehe, in Folge dessen dieselben querrunzelig werden, so bei Pinellia tuberifera, Lilium Martagon. Winkler hat die Erscheinung bei Mercurialis, Cynanchum und andern Pflanzen beobachtet. Die eigenartigen Verkürzungen der Wurzel hat de Vries[3]) genauer untersucht und auf eine Wasseraufnahme der Parenchymzellen zurückgeführt, durch welche die letzteren sich in die Breite auf Kosten ihrer Länge ausdehnen. Die biologische Bedeutung des Vorganges als einer Schutzeinrichtung für die zarte Keimpflanze tritt klar hervor.

Nach Entfaltung der Kotyledonen und der ersten Blätter geht die Weiterentwickelung der Keimpflanze in der allermannigfachsten Weise vor sich; doch gehört die Verfolgung dieser Verhältnisse nicht mehr hierher. Nur kurz mögen noch jene nicht seltenen Fälle erwähnt werden, in denen Kotyledonen wie Hypokotyl auch für die fernere Entwickelung

1) Tittmann, Botanisch-carpologische Bemerkungen; Flora 1819, p. 653.

2) Irmisch, Beiträge z. vergl. Morph., Abtheilg. V, p. 11, Anmerkung.

3) de Vries, Über Verkürzung pflanzlicher Zellen durch Aufnahme von Wasser; Botan Zeitg. 1879, Nr. 41.

von großer Bedeutung dadurch werden, dass an ihnen axilläre resp. adventive Knospen auftreten. Sehr bekannt sind die Sprossungen am Hypokotyl von Linaria[1]), Euphorbia-Arten[2]). Bei manchen Arten dienen die auswachsenden Adventivknospen zur Verstärkung der ganzen Pflanze, bei andern entwickeln sie sich allein zu blüthentragenden Sprossen, während die Hauptaxe verkümmert, so z. B. bei Euphorbia Cyparissias. Sehr wichtig sind auch vielfach die Achselsprosse der Kotyledonen, welche bei Convolvulus-Arten[3]) stets auswachsen, bei manchen Pflanzen, z. B. Coronilla montana, für die Erhaltung durchaus nothwendig sind, da im ersten Jahre die Hauptaxe bis zu den Kotyledonen herab abstirbt, deren Knospen im zweiten zu den Stengeln heranwachsen.

Tübingen, den 20. November 1884.

Nachschrift. Inbetreff der Keimung der Crassulaceen (S. 554) ist nachzutragen, dass die Hauptwurzel nur während der eigentlichen Keimung wenig wächst, dass sie sich später meistens entwickelt (vergl. Irmisch, Über einige Crassulaceen. Bot. Zeitg 1860, Nr. 10). Doch konnte ich an den jungen Pflanzen von Crassula albiflora keine deutliche Hauptwurzel beobachten, ebensowenig wie es Heiberg bei Umbilicus pendalinus vermochte, während Umbilicus horizontalis nach Irmisch eine deutliche Hauptwurzel besitzt. Für die Hauptwurzel von Rhodiola rosea ist der Ausdruck rudimentär nicht richtig, weil abgesehen davon, dass sie sich später erhält, sie auch schon während der Keimung ein wenig wächst wie etwa bei Grammanthes und ferner bei Aichryson dichotomium, Sedum coeruleum, Greenovia aurea. Der Wurzelhals ist bei den genannten Crassulaceen wenig verdickt, relativ am meisten noch bei Rhodiola rosea, Greenovia aurea. Bei der letzteren Pflanze fanden sich auch außer dem Kranz von Haaren am Collum Wurzelhaare bis zur Spitze der Hauptwurzel.

Ferner ist noch zuzufügen, dass auch Castelnavia princeps, eine Podostemacee, nach dem Typus 5 (S. 553) keimt; eine Hauptwurzel wird nicht entwickelt; an der verdickten Basis des Hypokotyls findet sich ein Kranz von Wurzelhaaren. (Warming, Studien über die Familie der Podostemaceen in Engler's bot. Jahrb. IV, 1883, p. 218, Fig. 2.)

1) Bernhardi in Linnaea 1832, p. 572; Irmisch in Bot. Zeitg. 1851, Nr. 27; Winkler, Über hypokotyle Sprosse bei Linaria; Verh. des bot. Vereins Brandenburg 1880.

2) Roeper, Enumeratio Euphorbiarum Göttingae; p. 19, tab. III. Fig. 58 – 64; vergl. auch über andere Fälle Wydler, Über subkotyledonare Sprossbildung; Flora 1850, Nr. 22.

3) Irmisch, Über die Keimung und die Erneuerungsweise von Convolvulus sepium und arvensis; Bot. Zeitg. 1857, Nr. 26—27; hier zahlreiche andere Fälle aufgeführt.

Literaturverzeichnis.

Im Folgenden gebe ich ein Verzeichnis der Literatur über die Morphologie der Keimung sowie über den Bau der Samen. Von physiologischen Arbeiten ist nur ein kleiner Theil angeführt worden, meist solche, welche sich auf biologische Fragen beziehen und in der vorhergehenden Arbeit Erwähnung gefunden haben. Ausführliche Angaben über die physiologische Literatur der Keimung findet man bei Detmer, Physiologie des Keimungsprocesses, ferner in Pfeffer's Handbuch der Pflanzenphysiologie. Bei dem großen Reichthum und der noch größeren Zersplitterung der morphologischen Keimungsliteratur war eine absolute Vollständigkeit nicht auf einmal zu erreichen. Gewiss sind viele Angaben von mir übersehen worden, welche in den mannigfaltigen morphologischen Arbeiten versteckt sind. Aus den früheren Jahrhunderten sind nur einige wenige der wichtigeren Werke berücksichtigt worden. Der Einfachheit halber erfolgt die Anordnung der Autoren alphabetisch.

Adanson, M., Familles des plantes 1763.

Alefeld, Über Iris. Bot. Zeitg. 1864.

Arbaumont, J. d', Quelques réflexions sur la faculté germinative des graines de Melon. Bull. d'horticult. de la Côte d'Or 1878.

Ascherson P., Über Keimlinge von Boscia senegalensis. Bot. Verein Brandenburg 1878.

—— Über die Keimung von Neurada procumbens. Bot. Ver. Brandenburg 1878.

—— Zur Geschichte der Wurzelknotenbehaarung. Bot. Zeitg. 1883.

August, Über das Einbohren der Samen von Erodium. Bot. Zeitg. 1869.

Balansa, Sur le mode de végétation de l'Arceuthobium Oxycedri. Bull. d. l. Soc. bot. de Fr. T. III, 1856.

Baillon, H., Etude générale du groupe des Euphorbiacées. Paris 1858.

—— Sur l'embryon et la germination des graines de l'Eranthis hiemalis, Bull. Soc. Linn. de Paris 1874.

—— Sur le développement et la germination des graines bulbiformes des Amaryllidées. Ebenda 1874.

Barleben, Keimung von Phaseolus multiflorus. Bot. Ver. Brandenburg 1876.

Barnéoud, M., Mémoire sur l'anatomie et l'organogénie du Trapa natans. Ann. d. Sc. nat. Sér. III, T. IX, 1848.

Barthelemy, A., Du développement de l'embryon dans le Nelumbium speciosum et de sa germination. Revue des sc. nat. red. p. Dubrueil 1876.

Beck, G., Die Samenschalen einiger Leguminosen. Sitzber. der K. Akad. d. Wiss. Wien 1878, Bd. 77, 1.

Beer, J. G., Beiträge zur Morphologie und Biologie der Familie der Orchideen. Wien 1863.

Beinling, E., Die naturlichen Schutzeinrichtungen der Keimpflanze. Rheinische Gartenschrift 1880.

Belhomme, De la germination (Referat in Bull. d. l. Soc., bot. de Fr., T. II, 1855).

Berg, E. von, Beiträge zur genaueren Kenntnis der Iris-Arten mit schwertförmigen Blättern und bärtigen Blumen. Flora 1833, Beiblatt.

Bernhardi, Über die merkwürdigsten Verschiedenheiten des entwickelten Pflanzenembryo und ihren Werth für Systematik. Linnaea 1832.

—— Über den Charakter und die Verwandtschaft der Papaveraceen und Fumariaceen. Linnaea 1833.

Bertrand, E., Etude sur les téguments séminaux des végétaux phanérogames gymnospermes. Ann. d. Sc. nat. 6. Sér., T. VII, 1879.

Biria, Histoire naturelle et médicale des Renoncules. Montpellier 1811.

Bischoff, G. W., Beobachtungen über den eigenthümlichen Gang des Keimens und der Entwickelung der Knollen bei Corydalis-Arten. Zeitsch. f. Physiologie, Bd. IV, 1831.

Blociszewski, Physiologische Untersuchungen über die Keimung und weitere Entwickelung einiger Samentheile bedecktsamiger Pflanzen. Landw. Jahrb. 1876, Bd. V.

Blume, R. S., Rumphia sive Commentationes botanicae etc. 1835—1848. (Keimpflanzen von Corypha Gebanga, Nipa fruticans, T. II).

Böckel, Versuche über die Keimfähigkeit alter Sämereien. Oest. bot. Zeitsch. 1864.

Bonnier, s. van Tieghem.

Borbas, V., Keimung von Castanea und Quercus. Oest. bot. Zeitsch. 1879.

Bornet, Ed., Recherches sur le Phucagrostis major. Ann. d. Sc. nat. Sér. V, T. I, 1864.

Bouché, Über Amphicarpea monoica. Gesell. d. naturf. Freunde Berlin 1868.

—— Zur Unterscheidung des Phaseolus vulgaris und multiflorus. Bot. Ztg. 1852.

Bower, Orpen, On the germination and histology of the seedling of Welwitschia mirabilis. Quart. Journ. of microsc. Sc. Vol. XXI.

—— The germination and embryogeny of Gnetum Gnemon. Quart. Journ. of microsc. Sc. Vol. XXII.

Bowman, On the parasitical connection of Lathrea squamaria and the peculiar structure of its subterranean leaves. Transact. of the Linn. Soc. London. XVI, 1829.

Brandt und Ratzeburg, Deutschlands phanerogamische Giftgewächse. 1834.

Braun, Al., Über Polyembryonie und Keimung von Caelobogyne ilicifolia. Abh. der Berliner Akad. 1859.

—— Über die Keimblätter der Salix longifolia. Ber. über d. Verh. d. Vers. d. deutschen Naturf. Dresden 1868. Flora 1868.

—— Über hypokotyle Knospen. Gesellsch. naturf. Fr. Berlin 1870.

—— Keimung der Phaseoleen und Vicieen. Bot. Ver. Brandenburg 1876.

—— Über zwei von Hildebrand eingeführte Cycadeen. Gesell. d. naturf. Freunde. Berlin 1877 (Bot. Zeitg. 1877).

—— Über den Samen (Sammlung gemeinverständl. wissensch. Vorträge; herausg. von Virchow und Holtzendorff. Ser. XIII, Heft 298).

Braune, v., Einige Erfahrungen und Beobachtungen über die Cultur der Alpenpflanzen, über das Keimen einiger Samen derselben und über ihre ersten Bildungs-Evolutionen. Flora 1826.

Bressler, R., siehe Schlag.

Briem, Über die Widerstandsfähigkeit des Zuckerrübensamens. Biedermann's Centralbl. f. Agric. Chem. 1879.

Briosi, G., Sopra un organo finora non avvertito di alcuni embrioni vegetali. Roma 1882 (Stazione chimico-agrario speriment. di Roma).

Brown, R., Vermischte botanische Schriften, übers. von Nees von Esenbeck, 5. Bd., 1825—1834.

Buchenau, Fr., Zur Naturgeschichte der Littorella lacustris. Flora 1859.

Buchenau, Fr. Die Sprossverhältnisse von Ulex. Flora 1860.
—— Bemerkungen über die Wachsthumsweise der Corydalis claviculata. Bot. Ztg. 1861.
—— Cotula coronopifolia. Bot. Zeitg. 1862.
—— Zur Morphologie von Hedera Helix. Bot. Zeitg. 1864.
—— Morphologische Studien an deutschen Lentibularieen. Bot. Zeitg. 1865.
—— Zur Naturgeschichte des Narthecium ossifragum. Bot. Zeitg. 1866.
—— Der Blüthenstand und die Zweigbildung bei Hydrocotyle vulgaris. Bot. Zeitg. 1866.
—— Über die Keimung von Richardia aethiopica. Abhandlung d. naturw. Vereins Bremen I, 1866.
—— Morphologische Bemerkungen über Lobelia Dortmanni. Flora 1866.
—— Kleinere Beiträge zur Naturgeschichte der Juncaceen. Abth. des naturw. Vereins Bremen II, 1870.
—— Beiträge zur Kenntnis der Butomaceen, Alismaceen und Juncaginaceen. Engler's Bot. Jahrb., II, 1882.
Bureau, Monographie des Bignoniacées. Paris 1864.

Candolle, A. P. de, Mémoires sur la famille des Légumineuses. Paris 1825.
—— Mémoires sur la famille des Crucifères. Mém. du mus. d'hist. nat. de Paris, Vol. VII.
—— Collection de mémoires, pour servir à l'histoire du règne végetale, I—X, 1828—1838.
—— Organographie végétale etc. Paris 1827; deutsche Übersetzung von K. Fr. Meissner, Stuttgart 1828.
—— Physiologie végétale etc., 1832; deutsche Übersetzung von Roeper, 1833—35.
—— Notice sur les graines de l'Ananas. Ann. d. sc. nat. Sér. II, T. 4, 1835.
Candolle, Alph. de, Sur la durée relative de la faculté de germer. Ann. des sc. nat. Sér. III, T. 6, 1846.
—— Mémoire sur la famille des Juglandées. Ebenda Sér. IV, T. 18, 1862.
—— De la germination sous des degrés divers de température constante. Biblioth. univers. Nov. 1865.
Candolle, Cas. de, Sur quelques cas d'embryons velus. Bull. de l. Soc. bot. de Fr. T. XXII, 1877.
Candolle, Cas. de, et Ravul Pictet, Recherches concernant l'action des basses températures sur la faculté germinative des graines. Archiv. des sc. phys. et nat. 1879.
Caspary, R., Über Samen, Keimung, Species und Nährpflanzen der Orobanchen. Flora 1854.
—— Über die Keimung von Streptocarpus polyanthus. Verh. d. niederrh. Gesell. f. Natur- und Heilk. Bonn 1858.
—— Bulliarda aquatica. Schrift der phys.-ök. Gesell. Königsberg. I, 1860.
—— Über Samen und Keimung von Pinguicula vulgaris. Ebenda VIII, 1867.
—— Welche Vögel verbreiten die Samen von Wasserpflanzen? Ebenda XI, 1870.
Cazzuola, F., La vita latente delle piante allo stato d'embrione nei semi invecchiati. Bull. della R. Soc. Toscana d'Ortic. Anno III.
Chatin, J., Mémoire sur la famille des Tropéolées. Ann. des sc. nat. Sér. IV, T. 5, 1856.
—— Sur la graine, et la germination du Vallisneria spiralis. Bull. de la Soc. bot. de Fr. T. III, 1856.
—— Études sur le développement de l'ovule et de la graine dans les Scrofularinées, les Solanacées, les Boraginées et les Labiées. Ann. des sc. nat. Sér. V, T. 19, 1874.
Chalon, J., Un mot sur la germination du Gui (Separatabdr.?)
Cieslar, Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf die Keimung der Samen; Wollny's Forschungen Bd. VI, 1883.
Clos, D., Du collet dans les plantes et de la nature de quelques tubercules. Ann. des sc. nat. Sér. III, T. 13, 1849.
—— Étude organographique de la Ficaire. Ann. des sc. nat. Sér. III, T. 17, 1852.

Clos, D., Des graines de l'Atriplex hortensis et de leur germination. Bull. de la Soc. bot. de Fr. T. IV, 1857.

—— Remarques sur la germination du Cocotier et sur le Clandestine. Ebenda T. VIII, 1861.

—— Quelques cas particuliers de gemmation, de parasitisme et de germination. Mém. de l'acad. d. sc. de Toulouse 1868.

Cohn, Fr., Symbola ad seminis physiologiam. Inaug.-Diss. 1847.

—— Beiträge zur Physiologie des Samens. Flora 1849.

Contejean, Lettre à M. Gay. Bull. de la Soc. bot. de Fr. T. VI, 1859.

Crocker, C. W., Notes on the germination of certain species of Cyrtandreae. Journ. of the proc. of. Linn. Soc. Vol. V, 1860.

Cruse, G., De Asparagi officinalis germinatione. Diss. 1828.

Darwin, Ch., Über die Wirkung des Seewassers auf das Keimen der Samen. Journ. of the Proc. of the Linn. Soc. Vol. I, 1856. (Referat in Bot. Zeitg. 1858.)

—— Die Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich, übersetzt von Carus 1877.

—— Das Bewegungsvermögen der Pflanzen 1881.

Darwin, Fr., On the hygroscopic mechanism by which certain seeds are enabled, to bury themselves in the ground. Transact. of the Linn. Soc. London. Ser. II, Vol. I.

Decaisne, J., Monographie des genres Balbisia et Robinsonia de la famille des Composées. Ann. des sc. nat. Sér. II, T. 1, 1834.

Desmoulins, Ch., Documents relatifs à la faculté germinative conservée par quelques graines antiques. Actes de la Soc. Linn. de Bordeaux 1835.

Dickson, M., On the development of the flower of Pinguicula vulgaris etc., Transact. of the Linn. Soc. of Edinburgh Vol. XXV; Referat Bot. Zeitg. 1870.

—— Germination of Delphinium Journ. of Botany ed. by Trimen 1872.

Dimitrievicz, Quellungsversuche mit einigen Samenarten; in Haberlandts wiss. prakt. Unters. Bd. I, 1875.

—— Wie lange bewahren die Samen unserer Culturpflanzen ihre Keimfähigkeit? Ebenda.

Don, D., Description de deux nouveaux genres de la famille naturelle des Conifères. Ann. des sc. nat. Sér. II, T. XII, 1839; vergl. die Anmerkungen von Ad. Brogniart über Keimung der Araucarien (l. c. p. 228).

Dorner, J. von, Die Cuscuteen der ungarischen Flora. Linnaea N. F., Bd. I, 1867—68.

Droysen, K., Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Zuckerrübe. Inaug. Diss. 1877.

Drude, Die Biologie von Monotropa Hypopitys und Neottia Nidus Avis., Göttingen 1873.

Duby, Mémoire sur la famille des Primulacées. Genève 1844. (Referat Bot. Zeitg. 1845.)

Duchartre, P. E., Sur les embryons qui ont été décrits comme polycotylés. Ann. des sc. nat. Sér. III, T. 10, 1848.

—— Note sur la germination des céréales racoltées avant leur maturité. Journ. d'Agricult. prat. 1853; Comptes rendus, Paris 1852.

—— Quelques mots sur la germination de Delphinium nudicaule. Bull. de la Soc. bot. de Fr. 1872. T. XIX.

—— Observations sur les bulbes des Lis. Ann. des sc. nat. Sér. VI, T. 2, 1875.

Dufour, J., Etudes d'anatomie et de physiologie végétales. Inaug. Diss. 1882.

Duhamel du Monceau, Diverses observations sur le Gui. Hist. de l'ac. des sc. 1740.

Durieu de Maisonneuve, Lettre à M. Gay. Bull. d. l. Soc. bot. de Fr. T. VI. 1859.

Dürr, Über das Keimen und die Vermehrung der Araucaria Bidwillii. Regel's Gartenflora 1865.

Dutailly, G., Observations sur l'Aponogeton distachyum. Ass. franç. pour. l'avanc. des scienc. 1875.

Dutrochet, H. J., Recherches anatomiques et physiologiques sur la structure intime des animaux et des végétaux et sur leur mobilité. Paris 1824.
—— Observations sur la forme et la structure primitives des embryons végétaux. Nouv. Ann. du Muséum IV, 1835.
Duvernoy, J, G., Untersuchungen uber Keimung, Bau und Wachsthum der Monokotyledonen. Stuttgart 1834.

Edgeworth, On Aponogeton and the allied genera. Jour. of Botany ed. by Hooker, Vol. III. 1844.
Eichler, A. W., Ein neues Vorkommen polykotyledonischer Embryonen, Flora 1867.
Engelmann, G., Cactaceae of the Boundary. Washington 1858.
—— The Acorns and their germination. Transact. of the Acad. of sc. of St. Louis IV.
Engler, A., Araceae in Flora brasiliensis Vol. III, 2.
—— Araceae in Alph. de Candolle Monogr. Phanerog. Vol. II, 1879.

Fabre, J. M., Sur la germination des Ophrydées et de la nature de leurs tubercules. Ann. d. sc. nat. Sér. IV, T. 5, 1856.
—— Note sur la germination du Tulipa Gesneriana. Bull de la Soc. bot. T. III, 1856.
—— Sur la germination du Colchicum autumnale. Ebenda T. III, 1856.
Famintzin, Sur la germination du Lepidium sativum. Bull. de l'Acad. imp. d. sc. de St. Petersbourg 1872.
—— Beitrag zur Keimung der Kresse. Bot. Zeitg. 1873.
Fermond, Ch., Note sur la germination du Sapindus divaricatus. Bull. de la Soc. bot. de Fr. T. VII, 1860.
Fickel, Fr., Ueber die Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Samenschalen einiger Cucurbitaceen. Bot. Zeitg. 1876.
Finger, Fd., Anatomie und Entwickelungsgeschichte v. Mirabilis Jalapa. Inaug. Diss. 1873.
Fischer, F. E. L., Beitrag zur botanischen Systematik, die Existenz der Monokotyledonen und der Polykotyledonen betreffend. Zürich 1842.
Flahault, Ch., Sur le talon de la tigelle de quelques Dicotylédones. Bull. de la Soc. bot. de Fr. 1877, T. XXIV.
Fleischer, E., Beiträge zur Embryologie der Monokotylen und Dikotylen. Inaug. Diss. 1874.
Fleischer, Fr., Beiträge zur Lehre von dem Keimen der Samen der Gewächse. Stuttgart 1851.
Frank, A. B., Über die anatomische Bedeutung und Entstehung der vegetativen Schleime. Pringsheim's Jahrb. für wiss. Bot. Bd. V, 1866—67.
Fries, E., Om vissa växtarters förändringar, hervende af olika groningstid. Botaniska Notiser 1866.

Gärtner, J., De fructibus et seminibus plantarum. 1788—1807.
Gaudichaud, Ch., Recherches générales sur l'organographie, la physiologie et l'organogénie des végétaux. Paris 1841.
—— Botanique du voyage autour du monde exécuté pendant les années 1836 et 1837 sur la corvette la Bonite. 5 Vol. 1 Atlas 1844—1866.
Gérardin, Sur la propriété des graines de conserver longtemps leur vertu germinative. Paris 1809.
Girardin, Über Keimung alter Samen, in Journ. de Pharm. et de Chimie 1849; kurze Notiz in Bot. Zeitg. 1849.
Godfrin, F., Étude histologique sur les téguments séminaux des Angiospermes. Nancy 1880.
Godron, Examen des feuilles cotylédonaires des Erodium. Revue des scienc. nat. publ. par Dubreuil VI, 2, 1877.
Göbel, K., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Zeitg. 1880.
—— Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane. Breslau 1883.

Göppert, H. R., De Coniferarum structura anatomica. Vratislaviae 1841.
Gray, Asa, Germination of the genus Megarrhiza. The Americ. Jour. of sc. 8. Ser. Vol. 14. 1877.
—— Botanical Textbook 1879.
Grenier, Ch., Recherches sur le Posidonia Caulini. Bull. de la Soc. bot. de Fr. T. VII. 1860.
Gressner, H., Zur Keimungsgeschichte von Cyclamen. Bot. Zeitg. 1874.
Griffith, W., On the ovulum of Santalum, Osyris, Loranthus and Viscum. Linn. Soc. Transact. XIX. 1845.
—— Über Keimung von Careya herbacea; Gardiner's Chronicle 1846.
Gris, A., Observation sur la fleur des Marantées. Ann. des sc. nat. Sér. IV, T. 12; vergl. ferner id. ebenda Sér. IV. T. 13, 1860.
—— Note sur les téguments de la graine du Ricin. Ebenda Sér. IV. T. 17. 1862.
—— Recherches anatomiques et physiologiques sur la germination. Ebenda Sér. V. T. 2. 1864.
Grönland, J., Note sur les organes glanduleux du genre Drosera. Ann. des Sc. nat. Sér. IV. T. 3. 1855.
Gümbel, Über Viscum album. Flora 1855; ausführlicher Flora 1856.

Haberlandt, Fr., Über die untere Grenze der Keimungstemperatur der Samen unserer Kulturpflanzen; in den vom Verf. herausgegeb. Wissensch. prakt. Unters. Bd. I. 1875.
—— Die untere und obere Temperaturgrenze für die Keimung der Samen einiger Kulturpflanzen wärmerer Klimate. Ebenda.
—— Über Einwirkung niederer Temperaturgrade auf die Keimkraft angequollener Samen. Fühling's landwirth. Zeitg. 1874. Bd. XXIII.
—— Einfluss des Quellungswassers verschiedener Temperaturen auf die Keimfähigkeit der Samen. Ebenda Bd. II. 1877.
—— Das Überwintern der Keimlinge unserer Kulturpflanzen. Biedermann's Centralbl. f. Agricult.-Chem. 1879.
Haberlandt, G., Über die Entwickelungsgeschichte und den Bau der Samenschale von Phaseolus. Sitzber. d. k. k. Akad. der Wiss. Wien Bd. 75. 1877.
—— Die Schutzeinrichtungen in der Entwickelung der Keimpflanze. Wien 1877.
Haenlein, H., Über den Bau und die Entwickelung der Samenschale von Cuscuta europaea. Landwirth. Versuchsst. Bd. XXIII.
— Über die Keimkraft der Unkrautsamen. Ebenda Bd. XXV. 1880.
—— Siehe Nobbe.
Hall, van, Beschryvning van de vorming en ontwikkeling der zaden van Crinum capense etc. Tydschrift voor Nat. Gesch. Leiden 1840.
Hanstein, Über das Einbohren der Früchte von Erodium gruinum. Bot. Zeitg. 1869.
Hartmann, Über die Keimung von Lemna gibba. Flora 1824.
Hegelmaier, Fr., Monographie der Gattung Callitriche. Stuttgart 1864.
—— Die Lemnaceen. Leipzig 1868.
—— Über die Entwickelung der Blüthentheile von Potamogeton. Bot. Zeitg. 1870.
—— Über Bau und Entwickelung einiger Kutikulargebilde. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik IX, 1873—74.
—— Zur Entwickelungsgeschichte monokotyler Keime nebst Bemerkungen über die Bildung der Samendeckel. Bot. Zeitg. 1874.
—— Über die Embryologie von Carum Bulbocastanum. Bot. Zeitg. 1875.
—— Zur Embryogenie und Endospermentwickelung von Lupinus. Bot. Zeitg. 1880.
Heiberg, P., Étude morphologique sur l'Umbilicus pendulinus. Ann. des sc. nat. Sér. V, T. 4. 1865.
Heiden, Keimen der Gerste. Berlin 1859.
Hielscher, Fr., Anatomie und Biologie der Gattung Streptocarpus. Cohn's Beiträge zur Biologie III. 1878.

Hieronymus, Beiträge zur Kenntnis der Centrolepideen. Abh. der naturforsch. Gesellsch. Halle 1873.
—— Über Lilaea subulata. Sitzber. der Ges. naturf. Fr. Berlin 1878.
Hildebrand, Fr., Die Verbreitungsmittel der Pflanzen. Leipzig 1873.
—— Die Schleuderfrüchte und ihr im anatomischen Bau begründeter Mechanismus; in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. IX. 1873—74.
—— Über die Jugendzustände solcher Pflanzen, welche im Alter vom vegetativen Charakter ihrer Verwandten abweichen. Flora 1875.
—— Über die Ausläufer von Trientalis europaea. Flora 1876.
—— Einige Beiträge zur Kenntnis der Einrichtungen für Bestäubung und Samenverbreitung. Flora 1881.
—— Über die Lebensverhältnisse der Oxalis-Arten. 1884.
Hohnel, F. von, Über die Ursache der Quellungsunfähigkeit von Leguminosen und den Einfluss der chemisch-physikalischen Beschaffenheit der Pallisadenschicht auf die Keimfähigkeit derselben, in Haberlandt's wiss. prakt. Unters. Bd. I. 1875.
—— Vergleichende Untersuchung der Epidermis der Gramineenspelzen und deren Beziehung zum Hypoderma. Ebenda.
—— Bau der Samenschale der 4 cultivirten Brassica-Arten. Ebenda.
—— Welche Wärmegrade trockene Samen ertragen, ohne ihre Keimfähigkeit einzubüßen? Ebenda Bd. II, 1877.
—— Die Samenschale der Cucurbitaceen. Sitz.-Ber. d. K. K. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 73 I, 1876.
Hoffmann, H., Über eine merkwürdige Variation. Bot. Zeitg. 1873.
Hofmeister, W., Über die zu Gallerte aufquellenden Zellen der Außenfläche von Samen und Perikarpien. Ber. d. K. sächs. Ges. d. Wiss. Leipzig, Bd. II, 1858.
Homberg, Germination des plantes. Paris 1693.
Hooker, J. D., Flora antarctica I—II, 1844—47. (XII Loranthaceae.)
—— Sur les Myzodendron. Ann. des sc. nat. Sér. III, T. 5, 1846. (Auszug aus obigem Werk.)
—— On the structure and affinities of Balanophorae. Linn. Transact. Vol. XXII.
Horkel, J., Samenbildung und Keimen des Genus Pistia. Monatsber. d. Berl. Akad. 1837.
Jacquin, Nic. J., Selectarum stirpium americanarum historia 1763. (Keimung von Rhizophora Mangle.)
—— Fragmenta botanica figuris coloratis illustrata. Viennae 1809. (Keimpflanzen von Pothos, Latania, Hedysarum, Haematoxylum campechiense, Gyrocarpus americanus.)
Jessen, Über die Keimung der Cocosnuss. Sitz.-Ber. d. Gesell. naturf. Fr. Berlin 1878.
Jochmann, De Umbelliferarum structura et evolutione nonnulla. Inaug.-Diss. 1855.
rmisch, Th., Botanische Notizen. Bot. Zeitg. 1848.
—— Zur Morphologie der monokotylischen Knollen- und Zwiebelgewächse. Berlin 1850.
—— Über Helianthemum Fumana. Bot. Zeitg. 1850.
—— Über die Inflorescenzen der deutschen Potameen. Flora 1851.
—— Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig 1853.
—— Kurze botanische Mittheilungen. Flora 1853.
—— Beitrag zur Naturgeschichte des Cirsium arvense. Zeitsch. f. ges. Naturw. Bd. I, 1853.
—— Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen, Abtheilg. I—VI. Halle 1854—1879.
—— Beiträge zur Naturgeschichte der einheimischen Valeriana-Arten. Halle 1854.
—— Über die Keimung und Knospenbildung des Aconitum Napellus. Zeitsch. f. ges. Naturw. Bd. IV, 1854.
—— Einige Beobachtungen an einheimischen Orchideen. Flora 1854.
—— Bemerkungen über einige Pflanzen der deutschen Flora. Flora 1855.

Irmisch, Th., Einige Bemerkungen über Sedum maximum. Bot. Zeitg. 1855.
—— Morphologische Beobachtungen an einigen Gewächsen aus den Familien der Melanthaceen, Irideen und Aroideen. Berlin 1856.
—— Ein kleiner Beitrag zur Naturgeschichte des Thelygonum Cynocrambe. Flora 1856.
—— Bemerkungen über einige Ranunculaceen. Bot. Zeitg. 1856.
—— Notiz über Drosera intermedia. Bot. Zeitg. 1856.
—— Über einige Ranunculaceen. Bot. Zeitg. 1857.
—— Über die Keimung und die Erneuerungsweise von Convolvulus sepium und arvense, sowie über hypokotylische Adventivknospen bei krautartigen phanerogamen Pflanzen. Bot. Zeitg. 1857.
—— Zur Naturgeschichte von Melittis Melissophyllum. Bot. Zeitg. 1858.
—— Botanische Mittheilungen. Flora 1858.
—— Über einige Arten aus der natürlichen Familie der Potameen. Berlin 1858.
—— Über Lathyrus tuberosus und einige andere Papilionaceen. Bot. Zeitg. 1859.
—— Bemerkungen über einige Wassergewächse. Ebenda.
—— Über efnige Crassulaceen. Ebenda 1860.
—— Über einige Ranunculaceen. Ebenda.
—— Beiträge zur Morphologie der monokotylischen Gewächse. I Amaryllideen. Halle 1860.
—— Über Polygonum amphibium, Lysimachia vulgaris, Comarum palustre und Menyanthes trifoliata. Bot. Zeitg. 1861.
—— Über einige Fumariaceen. Abh. der Naturf. Gesell. Halle, Bd. VI, 1862.
—— Einige Bemerkungen über Scilla autumnalis und bifolia. Zeitsch. f. ges. Naturw., Bd. XXI, 1863.
—— Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen. Bot. Zeitg. 1863, N. 17; Nr. 23.
—— Beitrag zur Naturgeschichte des Stratiotes aloides. Flora 1865.
—— Über Papaver trilobum. Abhandlg. d. naturf. Ges. Halle, Bd. VI, 1866.
—— Bemerkungen über Ranunculus Ficaria und Gagea arvensis. Bot. Zeitg. 1868.
—— Über die Keimung von Carpolyza spiralis. Zeitsch. f. ges. Naturw. Bd. I, 1870.
—— Einige Bemerkungen über Aconitum Anthora. Abhandlung des naturw. Vereins Bremen 1873.
—— Beitrag zur Morphologie einiger europäischer Geranium-Arten. Bot. Zeitg. 1874.
—— Über einige Pflanzen, bei denen in der Achsel bestimmter Blätter eine ungewöhnlich große Anzahl von Sprossanlagen sich bilden. Abh. d. naturw. Vereins Bremen V, 1875.
—— Einige Bemerkungen über die Wuchsverhältnisse von Coronaria Flos Jovis und tomentosa. Ebenda, Bd. VI.
—— Einige Beobachtungen an Eucalyptus globulus. Zeitsch. f. ges. Naturw. 1876.
—— Über die Keimpflanzen von Rhipsalis Cassytha und deren Weiterbildung. Bot. Zeitg. 1876.
—— Einige Bemerkungen über Neottia Nidus avis und einige andere Orchideen. Abh. d. naturw. Ver. Bremen 1877.
—— Bemerkungen über die Keimpflanzen von Potamogeton-Arten. Zeitsch. f. ges. Naturw. 1878, Bd. 58.
Junger, Über hypokotyle Knospenbildung und trikotyle Embryonen. Schles. Ges. f. vat. C. 1870; 1871; auch Bot. Zeitg. 1869.
Jussieu, Ad. de, Mémoire sur les embryons monocotylédones. Ann. des sc. nat. Sér II, T. 11, 1839.
—— Botanique (Cours élémentaire d'histoire naturelle à l'usage des collèges) 1843, Edition 2—9, 1844—1864.
Kamienski, Vergleichende Untersuchung über die Entwickelungsgeschichte der Utricularien. Bot. Zeitg. 1877.

Karsten, H., Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Loranthaceen. Bot. Zeitg. 1852.
—— Organographische Betrachtung der Zamia mexicana. Abh. d. K. Akad. der Wiss. Berlin 1856.
—— Über Zizania aquatica. Linnaea 1861.
Kerner, Über die zum Keimen der Pflanzensamen nothwendige Temperatur. Bot. Ztg. 1873.
Kienitz, M., Vergleichende Keimungsversuche mit Waldbaumsamen aus verschieden gelegenen Orten Mitteleuropas; in Bot. Unters. herausgg. von N. J. C. Müller, 1879.
—— Einfluss der Gewinnungsart der Kiefernsamen auf die Keimfähigkeit derselben. Forstliche Blätter 1880.
Kirschleger, Über das Keimen von Chaerophyllum bulbosum. Flora 1845.
—— Notices sur les modes de germination et de ramification de Glaux maritima. Bull. d. l. Soc. bot. de Fr. T. XII, 1866.
Kittel, B., Beiträge zur allgemeinen Botanik. Flora 1830.
Klotsch, Über Pistia. Abh. der Berl. Akad. d. Wiss., Phys. Abth. 1852.
Koch, K., Über Pistia im Allgemeinen und Pistia Turpini insbesondere. Bot. Zeitg. 1852.
—— Über das Keimen von Rafflesia Arnoldi. Verh. d. Ver. für Beförderung des Gartenbaues in Preußen 1856.
Koch, L., Über die Entwickelung des Samens der Orobanchen, in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XI, 1878.
—— Über die Entwickelung des Samens von Monotropa Hypopitys. Verh. des naturh.-med. Ver. z. Heidelberg Bd. II, 1877.
—— Untersuchungen über die Entwickelung der Crassulaceen. Heidelberg 1879.
—— Die Klee- und Flachsseide. Heidelberg 1880.
—— Untersuchungen über die Entwickelung der Orobanche. Ber. der deutsch. botan. Gesellsch. I 1883.
Köhne, Über das Genusrecht der Gattung Peplis. Bot. Ver. Brandenburg 1877; Bot. Zeitg. 1877.
Körnicke, Fr., Die Saatgerste, Hordeum vulgare. Zeitsch. f. d. ges. Brauwesen 1882—84.
Kratzmann, Die Lehre vom Samen der Pflanzen. Prag 1839.
Kraus, Über den Bau trockner Perikarpien, in Pringsheim's Jahrb. Bd. V, 1866—67.
Krause, K. E. H., Drei Kotyledonen. Arch. d. Ver. d. Förd. f. Naturg. Mecklenburg 1880.
Kubin, E., Die Entwickelung von Pistia Stratiotes, in Hanstein's Bot. Abh. Bd. III, 1878.
Kurr, Über Keimung unreifer Erbsen. Protokoll d. bot. Sect. d. 13. Vers. deutscher Naturf. 1835; Flora 1836.

Lagrèze-Fossat, Über verschiedene Keimung anscheinend gleicher Samen. Biblioth. univers. de Genève 1855; Bot. Zeitg. 1855.
—— De la germination du Pancratium illyricum. Bull. d. l. Soc. bot. de Fr. T. III, 1856.
Lange, Uderligere Bemerkninger om de treformede Fröe hos Atriplex hortensis. Bot. Tidskrift Kjöbenhavn 1867.
Langner, Über abnorme Embryonen bei Leguminosen. Schles. Gesell. f. vat. C. 1873.
Lefébure, Sur la germination des plantes. Strassburg 1801.
Lestiboudois, Th., Botanographie élémentaire. Lille 1826.
—— Phyllotaxie anatomique. Ann. des Sc. nat. Sér. III, T. 10, 1848.
Liebenberg, von, Über den Einfluss intermittirender Erwärmung auf die Keimung von Samen. Bot. Centralblatt Bd. XVIII.
Link, Icones selectae anat.-botanicae II, 1840.
—— Über keimende Samen von Hymenocallis. Flora 1845.
—— Über keimende Zamia muricata. Flora 1846.
Loew, E., De Casuarinearum caulis foliique evolutione et structura. Inaug. Diss. 1865.
Lohde, G., Über die Entwickelungsgeschichte und den Bau einiger Samenschalen. Inaug. Diss. 1874.

Loret, Sur les bulbes pédicellés du Tulipa silvestris. Bull. de la Soc. bot. de Fr. T. XXXII, 1875.

Lucanus, B, Über das Reifen und Nachreifen des Getreides. Landwirth. Versuchsst. Bd. IV, 1862.

—— Über den Einfluss der Reife und der Nachreife auf die Keimungs- und Vegetationskraft der Roggenkörner. Ebenda 1862.

Lund Samsoe, Über Batrachium heterophyllum. Botanisk Tidsskrift; Kjøbenhavn, Bd. V, 2 R. Bd. I.

Lynch, Jr., On the seedstructure and germination of Pachira aquatica. Journ. of the Linn. Soc. Vol. XVII.

Magnus, P., Beiträge zur Kenntnis der Gattung Najas. Inaug. Diss. 1870.

—— Über hypokotyle Sprosse bei Linum austriacum. Bot. Ver. Brandenburg XVI. 1874.

—— Über Keimung von Phaseoleen. Ebenda 1876.

—— Acer-Keimlinge mit verwachsenen Embryonen. Ebenda 1876.

—— Über zwei monströse Keimpflanzen von Ricinus communis. Ebenda 1876.

Maillot, E., Etude comparée du Pignon et du Ricin de l'Inde. Bull. de la Soc. des sc. de Nancy, Sér. II, T. V, 1880.

Malpighi, M., Opera omnia. Londini 1687.

—— Opera posthuma. 1697.

Marek, G, Das Saatgut und dessen Einfluss auf Menge und Güte der Ernte. Wien 1875.

Marloth, Über mechanische Schutzeinrichtungen der Samen gegen schädliche Einflüsse von außen. Engler's Bot. Jahrb. IV, 1883.

Martins, Ch., Sur la germination des graines de plusieurs gousses de Cassia fistula. Bull. d. l. Soc. bot. de Fr. III, 1856.

—— Expériences sur la persistance de la vitalité des graines flottant à la surface de la mer. Ebenda T. IV, 1857.

Martius, Historia naturalis Palmarum. Monachi 1823—1850.

Meehan, Th., On the cotyledons of Quercus. Proc. of the Acad. of nat. sc. of Philadelphia, Part. I—III, 1871—72.

—— and W. Mazyck Germination in Acorns. Ebenda 1880.

Michalet, E., Sur la conservation dans le sol des graines de diverses plantes. Bull. de la Soc. bot. de Fr. T. VII, 1860.

Miquel, F. W., Germinatio plantarum. Groningae 1840.

—— Sur la germination des Melocactus. Ann. des sc. nat. Sér. II, T. 14, 1840.

—— Monographia Cycadearum. Trajecti ad Rhenum 1842.

Mirbel-Brisseau, Ch. Fr., Nouvelles recherches sur les caractères anatomiques et physiologiques qui distinguent les plantes monocotylédonés des plantes dicotylédonés. Ann. du Muséum XIII, 1809.

—— Observations sur la germination de l'oignon et de l'asperge. Ebenda XIII, 1809.

—— Sur la germination des Graminées. Ebenda XIII, 1809.

—— Observations anatomiques ou physiologiques sur le Nelumbo nucifera. Ebenda XIII, 1809.

—— Considérations sur la graine et la germination. Mém. de l'Institut 1810.

—— Histoire de la germination. Soc. Philom. Paris Bull. III. 1812.

—— Examen de la division des végétaux en endorhizes et exorhizes. Ann. du Muséum XVI, 1810.

—— Elémens de physiologie végétale et de botanique I—II, 1815.

Möller, Jos., Über Quellung und Keimung der Waldsamen. Centralblatt für das ges. Forstwesen IX, 1883.

Mohl, H. von, De palmarum structura, in Martius Historia nat. palm. Vol. I. 1831.

—— Einige Bemerkungen über den Bau der vegetabilischen Zelle. Bot. Zeitg. 1844.

Mohl, H. von, Ein Beitrag zur Geschichte der Keimung. Bot. Zeitg. 1861.
Monteverde, Über Embryoentwickelung bei Orchideen. Bull. de l'Acad. imp. de St. Pétersbourg 1880; Bot. Zeitg. 1881.
Moore, D., Über die Aussaat der Orchideen. Gardiner's Chronicle 1850; Notiz in Bot. Zeitg. 1852.
Moore, Germinating seedlings of Drosera. Quart. Journ. of microsc. sc. 1876.
Müller, R., Über die Gattung Cyclamen. Sitzber. d. naturw. Gesell. Isis 1871.
Müller, Fr., Die Grannen von Aristida. Kosmos Bd. I.
—— Einige Eigenthümlichkeiten der Eichhornia crassipes. Kosmos VII, ¾1883.
Müller, Fr. von, Plurality of cotyledons in the genus Persoonia. New-Zealand Journ. of sc. 1882.
Nägeli, K. von, Innerer Bau der vegetabilischen Zellmembran. Sitzber. der königl. bay. Akad. München 1864, Bd. II.
Nielsen, Om Ukrudtsplanten Fölfod (Tussilago Farfara), in Ugeskrift for Landmänd 1877.
Nitschke, Wachsthumsverhältnisse des rundblättrigen Sonnenthaues. Bot. Zeitg. 1860.
Nobbe, Fr., Handbuch der Samenkunde. 1876.
—— und Haenlein, Über die Resistenz von Samen gegen die äußeren Factoren der Keimung. Landw. Versuchsst. Bd. XX, 1877.
Nowoczek, Über die Widerstandsfähigkeit junger Keimlinge, in Haberlandt's wiss. prakt. Unters. Bd. 1, 1875.
Oersted, Zur Beleuchtung der Blumen des brasilianischen Theestrauches, Neea theifera. Bot. Zeitg. 1869.
—— Bidrag til Kundskab om Valnödplanterne. Vidensk. Medd. Kjøbenhavn 1876.
Olivier, L., Recherches sur l'appareil tégumentaire des racines. Ann. d. sc. nat. Sér. VI. T. 11, 1881.
Otto, Über das Samentragen und Keimen der Platane. Allgem. Gartenzeitg., herausgeg. von Otto und Dietrich XXII, 1854.
Oudemans, J. A., Structure de l'arbre à Camphre de Sumatra (Dryobalanops Camphora). Ann. d. sc. nat. Sér. IV. T. 5. 1856.
—— Kieming der Plantenzaden. Rotterdam 1858.
Pauchon, A., Recherches sur le rôle de la lumière dans la germination. Ann. d. sc. nat. Sér. VI, T. 10, 1880.
Penzig, Untersuchungen über Drosophyllum lusitanicum Lk. Inaug. Diss. 1877.
Petermann, A., Recherches sur les grains originaires des hautes latitudes. Mém. cour. publiées par l'Acad. roy. de Belge 1877, T. XXVIII.
Petit-Thouars, Aubert de, Histoire des végétaux recueillis sur les îles de France. 1804.
—— Essai sur la végétation considerée dans le développement des bourgeons. Paris 1809; übersetzt von Voigt, beigefügt seiner Übersetzung von Richard, Analyse du Fruit. 1811.
—— Über die Keimart einiger Monokotylen. Bull. de la Soc. philom. 1808; ebenfalls von Voigt übersetzt.
—— Notice sur le Manglier, in Desvaux, Journal de botanique 1813. T. III.
Pfitzer, E., Zur Embryoentwickelung und Keimung der Orchideen. Verh. d. naturh. med. Ver. Heidelberg, Bd. II, 1877.
—— Grundzüge einer vergleichenden Morphologie der Orchideen. Heidelberg 1882.
Pitra, Ad., Über die Anheftungsweise einiger phanerogamer Parasiten an ihre Nährpflanze. Bot. Zeitg. 1861.
Pirotta, R., Sulla struttura del seme nelle Oleaceae. Est. dal vol. I dell' Ann. dell' Ist. bot. di Roma 1884.
Planchon, E., et Triana, Mémoire sur la famille des Guttifères II. Ann. des sc. nat. Sér. IV. T. 16. 1862.

Poiteau, M., Mém. sur l'embryon des Graminées, des Cyperacées et du Nelumbo. Ann. du Muséum XIII, 1809.
—— Germination du Cocotier. Ann. de l'Inst. hortic. de Fromont 1829.
Prillieux et Rivière, Observations sur la germination et le développement d'une Orchidée (Angraecum maculatum). Ann. des sc. nat. Sér. IV, T. 5, 1856 (Referat Bot. Ztg. 1857).
—— De la structure et du mode de formation des graines bulbiformes de quelques Amaryllidées. Ebenda, Sér. IV, T. 9, 1858.
—— Observations sur la germination du Miltonia spectabilis et de diverses autres Orchidées. Ebenda, Sér. IV, T. 13, 1860.
Putte, van de, Keimung des Rübensamens. N. Zeitsch. f. Rübenzuckerindustrie 1879.

Ratzeburg, siehe Brandt.
Rauwenhoff, W. G., Bijdrage tot de Kennis van Dracaena Draco. 1863.
Regel, E., Über das Keimen bei verschiedenen Temperaturen. Flora 1864.
Reichardt, Beitrag zur Kenntnis hypokotylischer Adventivknospen und Wurzelsprosse bei krautigen Dicotylen. Verh. des zool. bot. Ver. Wien 1857.
Reinke, Untersuchungen über die Morphologie der Vegetationsorgane von Gunnera. Morphologische Abhandlungen. Leipzig 1873.
—— Zur Kenntnis des Rhizoms von Corallorhiza und Epipogon. Flora 1873.
Renz, siehe Schübler.
Richard, L. C., Démonstrations botaniques ou Analyse du fruit considéré en général. Paris 1808; vergl. auch die deutsche Übersetzung von Fr. Voigt. Leipzig 1811.
—— Analyse botanique des embryons endorrhizes on monocotylédonés. Ann. du Muséum T. XVII.
—— Mémoires sur les Conifères et les Cycadées. 1826.
Richter, C., Untersuchung über den Einfluss der Beleuchtung auf das Eindringen der Keimwurzeln in den Boden. Sitz. Ber. d. K. K. Akad. d. Wiss. Wien 1879, Bd. 80.
Rimmer, Fr., Über die Nutationen und Wachsthumsrichtungen der Keimpflanzen. Sitz. Ber. d. K. K. Akad. d. Wiss. Wien 1884, Bd. 89, I.
Rivière, A., Bemerkungen über Chinasaaten. Bull. de la Soc. bot. de Fr. 1872, T. XIX.
—— siehe Prillieux.
Rohrbach, P., Monographie der Gattung Silene. Leipzig, 1868.
Roeper, J., Enumeratio Euphorbiarum quae in Germania et Pannonia gignuntur. Gottingae 1824.
Roxburgh, W., Flora indica; description of Indian plants. London 1832.
Rumphius, Herbarium amboinense. Amstelodami 1750.

Sachs, J. von, Physiologische Untersuchungen über die Keimung der Schminkbohne (Phaseolus multiflorus). Sitz. Ber. d. K. K. Akad. d. Wiss. Wien 1859, Bd. 37.
—— Zur Keimungsgeschichte der Gräser. Bot. Zeitg. 1862.
—— Zur Keimungsgeschichte der Dattel. Bot. Zeitg. 1863.
—— Über die Keimung von Allium Cepa. Bot. Zeitg. 1863.
—— Lehrbuch der Botanik. 4. Auflage. 1874.
—— Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, I—II. 1882.
Sagot, P., Note sur la germination des graines sémées avant leur maturité. Bull. de la Soc. bot. de Fr. T. XXI, 1874.
Saint-Pierre, St. Germain de, Structure des tiges chez les végétaux monocotylés; observations puisées dans l'étude de la germination des espèces du genre Tulipa. Bull. de la Soc. bot. de Fr. T. II, 1855.
—— Sur la germination et le mode de développement du Posidonia Caulini. Ebenda, T. IV, 1857.
—— Sur la germination de l'Aponogeton distachyum. Ebenda.

Saint-Pierre, St. Germain de, Germination du Dioscorea Batatas comparée à celle du Tamus communis et de l'Asparagus officinalis. Ebenda.

Salter, J., On the vitality of seeds after prolonged submersion in the sea. Gardiner's Chronicle 1856.

Saussure, Th. de, De l'influence du dessèchement sur la germination de plusieurs graines alimentaires. Soc. d. Phys. et d'Hist. nat. 1825.

Schacht, H., Über das Keimen einiger Waldbäume. Monatsber. d. K. Akad. d. Wiss. Berlin 1852.

—— Der Baum. I. Aufl. 1853; 2. Aufl. 1860.

—— Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse. Berlin 1854.

—— Lehrbuch der Anatomie und Physiologie, I—II. 1856—59.

—— Über den Stamm und die Wurzel der Araucaria brasiliensis. Bot. Ztg. 1862.

Scharlock, Über die dreifach gestalteten Samen von Atriplex nitens. Bot. Zeitg. 1873.

Schenk, Eine Berichtigung. Bot. Zeitg. 1873.

Schkuhr, Ch., Botanisches Handbuch. 4 Bände. 1808.

Schlag, W., und Rich. Bressler, Auslaugungsversuche mit verschiedenen Samen. Haberlandt's wiss. prakt. Untersuch. 1877, Bd. II.

Schleiden, M. J., Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik, 1842—43, 2 Theile, 3. Auflage, 1849—50.

—— und Vogel, Über das Albumen insbesondere der Leguminosen. Nova Acta d. Leop.-Car. Akad. 1838.

Schlotthauber, Die deutschen Seerosen. Garten- und Blumenzeitung 1865.

Schmidt, J., Über Keimung von Hyphaena crinita. Botanisches Centralblatt 1880.

—— Über Keimung der Dattel. Ebenda 1881.

Schnaase, Über das Anpflanzen von Viscum album. Bot. Zeitg. 1851; ferner ebenda 1852.

Schübeler, Die Pflanzenwelt Norwegens. Ein Beitrag zur Natur- und Culturgeschichte. Christiania 1873.

Schübler und Renz, Untersuchungen über das Eigengewicht der Samen und nähere Bestandtheile des Pflanzenreichs. Kastner's Archiv f. d. ges. Naturlehre, T. X, 1827.

Schumann, Über die Anatomie der Samenschale von Canna. Schles. Gesell. f. vaterl. Cultur 1874.

Schwarz, Fr., Die Wurzelhaare der Pflanzen. Unters. a. d. bot. Institut Tübingen I, 2, 1883.

Scott, J., Untersuchungen über einige indische Loranthus-Arten und über den Parasitismus von Santalum album. Bot. Zeitg. 1874.

Scrobischewsky, W., Über die Keimung von Stylidium adnatum. Prot. d. Sitz. d. Ver. russ. Naturf., Warschau 1876. (Referat in Just Jahresbericht 1876.)

Seidel, Zur Entwickelungsgeschichte der Victoria regia. Nova Act. d. Leop.-Car. Akad. 1870, Bd. XXXV.

Seitz, Tol., Allgemeine ökonomische Samen- und Früchtelehre. Salzburg 1822.

Sempolowski, Beiträge zur Kenntnis des Baues der Samenschale. Inaug. Diss. 1874.

—— Keimversuche mit der Kleeseide. Biedermann's Centralblatt 1878.

Serra, Corréa de, Sur la germination du Nelumbo. Ann. du Muséum, T. XIV.

Seydel, Fr., Über die Keimung von Cyclamen. Verh. der phys. med. Ges. Würzburg 1872.

Seynes, Fr. de, De la germination. Paris 1863.

Soland, Aimé de, Étude sur le Drosophyllum lusitanicum. Ann. de la Soc. Linn. de Maine et Loire 1870; Referat Bot. Zeitg. 1870.

Solms-Laubach, Graf zu, Über den Bau und die Entwickelung parasitischer Phanerogamen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. VI, 1867—68.

—— Über den Bau der Samen in den Familien der Rafflesiaceen und Hydnoraceen. Bot. Zeitg. 1874.

—— Über monokotyle Embryonen mit scheitelbürtigem Vegetationspunkt. Bot. Ztg. 1878

—— Über den Bau von Blüthe und Frucht in der Familie der Pandaneen. Bot. Ztg. 1878.

Stebler, Über den Einfluss des Lichtes auf die Keimung. Verh. d. naturw. Vereins. Zürich 1881.

Stenzel, Über Keimung zweisamiger Eicheln und Buchensamen. Schles. Gesell. f. vat. Cult. 1866.

—— Zwei Nachträge zur Keimung der Eichel. Ebenda 1877.

Strandmark, Bidrag till kännedomen om fröskalets byggned. Lund 1874.

Strasburger, E., Die Coniferen und Gnetaceen. Jena 1872.

Targioni-Tozzetti, Saggio di studi intorno al guscio dei semi. Mem. r. accad. sc. Torino, Ser. II, T. XV, 1855.

Thuret, G., Expériences sur des graines de diverses espèces plongées dans l'eau de Mer. Bibl. univ.; Archiv des sc. phys. et nat. T. XLVII, 1873; mit Zusätzen von Alph. de Candolle.

—— Über die Dauer der Keimfähigkeit der Samen unter Wasser. Oesterr. landwirth. Wochenblatt 1876.

Tieghem, van, Observations sur la Ficaire. Ann. des sc. nat. Sér. V, T. 5, 1866.

—— Observations anatomiques sur le cotylédon des Graminées. Ebenda Sér. V, T. 15, 1872.

—— Recherches physiologiques sur la germination. Ann. scient. de l'école norm. supér. Sér. II, T. 2, 1873,

—— Observations sur la légérité spécifique et la structure de l'embryon de quelques Légumineuses. Ann. d. sc. nat. Sér. VI, T. 1, 1875.

—— Sur la digestion de l'albumen. Ebenda Sér. VI, T. 4, 1876.

—— et Bonnier, Recherches sur la vie latente des graines. Bull. de la Soc. bot. de France T. XXIX, 1882.

Tietschert, C., Keimungsversuche mit Roggen und Raps bei verschieden tiefer Unterbringung. Halle 1872. Inaug. Diss.

Tittmann, J. A., Über den Embryo des Samenkorns und seine Entwickelung zur Pflanze. Dresden 1817.

—— Über die Wassernuss Trapa natans und die Entwickelung des Embryo derselben. Flora 1818.

—— Botanisch-karpologische Bemerkungen. Flora 1819.

—— Die Keimung der Pflanzen durch Beschreibung und Abbildung einzelner Samen und Keimpflanzen erläutert. Dresden 1821.

—— Über die Keimung einiger Wasserpflanzen. Denksch. d. kgl. bayr. Gesell. I, 1822.

Trécul, A., Recherches sur la structure et le développement du Nuphar luteum. Ann. des sc. nat. Sér. III, T. 4, 1845.

—— Études anatomiques sur la Victoria regia. Ebenda, Sér. IV, T. 1, 1854.

Treichel, A., Über vorzeitige Keimung. Verh. des bot. Ver. Brandenburg 1881.

Treub, M., Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et les ovules. Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg III, 1882—1883; IV 1884.

Treviranus, Chr. L., Symbolarum phytologicarum quibus res herbaria illustratur fasc. I. Gottingae 1831.

—— Physiologie der Gewächse. I—II. Bonn 1835—38.

—— Hat Pinguicula vulgaris zwei Kotyledonen? Bot. Zeitg. 1848.

—— Observationes circa germinationem in Nymphea et Euryale. Abhandlungen d. II. Cl. d. k. bayr. Akad. d. Wiss. Bd. V, 1848.

—— Über den Bau und die Entwickelung der Eichen und Samen der Mistel. Ebenda 1853.

—— Amphicarpie und Geocarpie. Bot. Zeitg. 1863.

Tristan, Marquis de, Note sur la germination du Bertholletia. Archives de botanique ed. d. Guillamin. Paris 1833.

Trotzky, K., De plantarum phanerogamarum germinatione. Inaug. Diss. Dorpat 1832.

Tschernıng, Untersuchungen über die Entwickelung einiger Embryonen bei der Keimung. Inaug. Diss. 1872.
Turpin, P. Fr., Essai d'une iconographie élémentaire et philosophique des végétaux. Paris 1820.
—— Iconographie végétale ou organisation des végétaux illustrée au moyen de figures analytiques. Paris 1841.

Uloth, W., Beiträge zur Physiologie der Cuscuteen. Flora 1860.
—— Über Keimung von Acer platanoides und Triticum vulgare im Eiskeller. Flora 1871.
—— Über Pflanzenschleim und seine Entstehung in der Samenepidermis von Plantago maritima und Lepidium sativum. Flora 1875.
Unger, Beiträge zur Kenntnis der parasitischen Pflanzen. Ann. des Wiener Museums d. Naturg. II, 1840.
Urban, Ig., Über Keimung, Blüthen- und Fruchtbildung bei der Gattung Medicago. Inaug. Diss. 1873.
—— Prodromus einer Monographie der Gattung Medicago. Verh. d. Bot. Ver. Brandenburg, XV, 1873.

Vaucher, J. P. E., Monographie des Orobanches. Genève et Paris 1827.
—— Histoire physiologique des plantes d'Europe. Paris 1841.
Velten, W., Über die Folgen der Einwirkung der Temperatur auf die Keimfähigkeit und Keimkraft des Samens von Pinus Picea. Sitz. Ber. d. K. K. Akad. d. Wiss. Wien 1876.
Vogel, siehe Schleiden.
Vries, Hl. de, Keimungsgeschichte des rothen Klees. Landw. Jahrb. 1876.
—— Keimungsgeschichte der Kartoffelsamen. Ebenda 1878.
—— Über Verkürzung pflanzlicher Zellen durch Aufnahme von Wasser. Bot. Zeitg. 1879.
—— Keimungsgeschichte der Zuckerrübe. Landw. Jahrb. 1879.

Warming, E., Bidrag til Kundskaben om Lentibulariaceae. Vidensk. Meddel. Kjøbenhavn 1874.
—— Ausläufer und Keimpflanze von Trientalis. Botaniska-Notiser 1876.
—— Smaa biologiske og morfologiske Bidrag. Botanisk Tidsskrift 1876 und 1877.
—— Undersøgelser og Betragtninger over Cycadeerne. Overs. ov. d. K. D. Vidensk. Selsk. Förhand. Kjobenhavn 1877.
—— Om Rhizophora Mangle. Botaniska Notiser 1877.
—— Bidrag till Cycadeernes Naturhistorie. Vidensk. Selsk. Förhandl. 1879.
—— Forgreningen og Bladstillingen hos Slaegten Nelumbo. Vidensk. Meddel. Kjøbenhavn 1879—80.
—— Den almindelige Botanik. Kjøbenhavn 1880.
—— Familien Podostemaceae. Kgl. D. Vidensk. Selsk. Skrift. VI R. II 1882.
—— Studien über die Familie der Podostemaceae. Engler's Jahrb. IV, 1883.
—— Tropische Fragmente. Engler's Bot. Jahrbücher IV, 1883.
—— Botanische Notizen. Bot. Zeitg. 1883.
—— Über Sprossbau, Überwinterung und Verjüngung. Ausführliches Referat in Engler's Bot. Jahrb. V, 1884.
Weddell, H. A., Mémoire sur le Cynomorium coccineum. Archives du Muséum X, 1860.
Wichura, Über die Faltung der Keimblätter von Geranium und Erodium. Schles. Gesellsch. f. vat. Cult. 1854.
—— Über Keimung von Polygonum Bistorta. Flora 1856 (Schles. Gesell., Jahrg. 32).
—— Über Keimpflanzen von Anemone. Verh. der schles. Gesell. f. vat. C. 1856.
—— Über das Blühen, Keimen und Fruchttragen der einheimischen Bäume und Sträucher. Flora 1857.

Wichura, Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich, erläutert an den Bastarden der Weiden. Breslau 1865.

Wiesner, J., Die undulirende Nutation der Internodien. Sitz. Ber. d. K. K. Akad. d. Wiss. Wien Bd. 77, I A, 1878.

Wigand, Nelumbium speciosum. Bot. Ztg. 1871.

Wight, R., Icones plantarum Indiae orientalis. Vol. I—VI, 1840—56.

Will, H., Über den Einfluss des Einquellens und Wiederaustrocknens auf die Entwickelungsfähigkeit der Samen. Landw. Versuchsstat. XXVIII, 1883.

Wille, N., Om Kimens Udvinglingshistorie hos Ruppia rostellata og Zannichellia palustris. Vidensk. Meddel. 1882.

Wilson, Stephan, Experiments with Turnip Seeds. Transact. and Proc. of the bot. Soc. of Edinbourgh 1877, Vol. XIII.

Winkler, A., Über die Keimblätter der deutschen Dicotylen. Verhandl. d. Bot. Vereins Brandenburg, Bd. XVI, 1874.

—— Drei Keimblätter bei dicotylen Pflanzen. Ebenda XVII, 1875.

—— Notiz, Noch ein Wort über Cyclamen. Bot. Zeitg. 1875.

—— Kleinere morphologische Mittheilungen. Abh. d. Bot. Ver. Brandenburg, XVIII, 1876.

—— Nachträge und Berichtigungen zur Übersicht der Keimblätter der deutschen Dikotylen. Ebenda XVIII, 1876.

—— Beobachtungen an Keimpflanzen. Abhandl. d. naturw. Vereins Bremen 1877.

—— Die Keimpflanze der Dentaria pinnata. Flora 1878.

—— Bemerkungen über die Keimfähigkeit des Samens der Phanerogamen. Sitz.-Ber. d. niederrh. Gesellsch. f. Natur- u. Heilk., Bonn 1879.

—— Über hypokotyle Sprosse bei Linaria und über Verwachsung der Keimblätter. Verh. d. Bot. Ver. Brandenburg 1880.

—— Die Keimpflanzen der Koch'schen Sisymbrium-Arten. Linnaea 1880.

—— Einige Bemerkungen über Nasturtium officinale, Erysimum repandum, Crepis rhoeadifolia. Flora 1880.

—— Die Keimpflanze des Sarothamnus vulgaris im Vergleiche mit der des Ulex europaeus. Abhandl. des naturw. Vereins Bremen 1880.

—— Über die Keimpflanze der Mercurialis perennis. Flora 1880.

—— Über das Vorkommen verwachsener Embryonen. Abh. d. Bot. Vereins Brandenburg XXIV, 1882.

—— Die Keimpflanze der Dentaria digitata. Flora 1882.

—— Beiträge zur Morphologie der Keimblätter. Schles. Gesell. f. vat. C. 1882.

—— Bemerkungen über die Keimpflanze und die Keimfähigkeit des Samens von Tithymalus Cyparissias. Ber. der bot. Gesell. 1883.

—— Die Keimpflanze des Isopyrum thalictroides. Flora 1884.

—— Die Keimblätter der deutschen Dikotylen. Abh. d. Bot. Ver. Brandenburg XXVI, 1884.

Wittmack, L., Musa Ensete, ein Beitrag zur Kenntnis der Bananen. Inaug. Diss. 1867.

—— Die Gras- und Kleesamen. Berlin 1873.

Wittrock, V. B., Nägra bidrag till det hypokotyla internodeits samt hjertbladens morfologi och biologi. Stockholm 1882.

Wolff, E., Keimen, Wachsthum und Ernährung der Pflanzen. Bautzen 1849.

Wortmann, J., Studien über die Nutation der Keimpflanze von Phaseolus multiflorus. Bot. Zeitg. 1882.

Wydler, H., Morphologische Mittheilungen. Bot. Zeitg. 1844. Flora 1863.

—— Über subkotyledonare Sprossbildung. Flora 1850.

—— Über Knollenbildung bei Scrophularia nodosa. Flora 1856.

—— Kleinere Beiträge zur Kenntnis einheimischer Gewächse. Berner Mittheilungen, Nr. 513—515. Flora 1861.

Wydler, H., Notiz über Anastatica hierochuntica. Bot. Zeitg. 1878.
Wyplel, Beiträge zur näheren Kenntnis der Nutation. Oest. bot. Zeitsch. 1879.

Zobl, Wie lange behalten die Pflanzensamen im Wasser ihre Keimfähigkeit? Haberlandt's wiss. prakt. Unters. 1875, Bd. I.
Zuccarini, Notiz über Cereus flagelliformis. Flora 1833.
—— Plantarum novarum vel minus cognitarum fasc. III, Cacteae. Abhandlg. d. math. phys. Kl. d. K. bayr. Akad. II, 1837.

Register der Pflanzennamen.

Ein * hinter der Seitenzahl deutet auf eine Abbildung hin.

Abies excelsa Poir. 543.
Abietineen 598.
Abronia Juss. 560.
—— arenaria Menz 560.
—— grandiflora 560.
—— umbellata 560. 561*.
Acacia bancroftiana Bert. 548.
—— decurrens Willd. 548.
—— farnesiana Willd. 548.
—— julibrissin Willd. 548.
—— lophanta Willd. 548.
—— rusciformis 548.
Acalypha brachystachya Hornem. 607.
—— Caroliniana Walt. 607.
Acanthostachys strobilacea Lk. 565*. 567.
Acanthus L. 557.
—— mollis L. 556*. 557. 595.
Acazien 611.
Aconitum Anthora L. 552. 609.
Adansonia digitata L. 586.
Adonis aestivalis L. 609.
Aesculus L. 556.
Aethionema R. Br. 587.
Agave americana L. 573.
—— Boucheana 573.
—— brachystachys 573.
—— polyanthoides Schiede 573*.
Aichryson dichotomum W. et B. 614.
Albrandia Gaud. 562.
Aleurites Forsk. 549.
Alisma L. 576. 578.
—— arcuatum Michalet 576. 611.
—— Plantago L. 575. 576. 611.
—— ranunculoides L. 576.
Allionia nyctaginea Mich. 588*.
Allium 573. 574. 575. 594. 597. 605. 609.
Allium Cepa L. 573. 574.
—— coeruleum Pall. 574.
—— Porrum L. 573.
—— ursinum L. 573.
—— Victorialis L. 573.
Aloe L. 565.
—— nigricans 565*. 566.
Alonsoa R. et Pav. 587.
Alsineen 579.
Alstroemerien 573.
Amaryllideen 564. 594.
Amaryllis longifolia L. 566.
Ammannia latifolia L. 554.
Anagallis coerulea Schreb. 541. 542. 550.
Anamotheca cruenta Ldl. 567.
Androsace septentrionalis L. 550.
Anemiopsis californica Hook. 550. 553*. 554. 595.
Anemone alpina L. 552.
Anemone coronaria L. 552.
Angraecum maculatum Ldl. 577.
Anthemis arvensis L. 590.
—— Chia L. 589*.
Aphelandra aurantiaca Ldl. 542.
Aponogeton distachyum Thunbg. 576.
—— monostachyum L. 576.
Araceen 586.
Arachis hypogaea L. 555.
Areca L. 567.
Aristea pusilla Ker. 568*. 569.
Aristida L. 580.
Armeria alpina Willd. 603.
Artischocke 542.
Arum italicum Lam. 566.
—— maculatum L. 566.
Asclepias cornuti Decaisn. 603. 618.
—— incarnata L. 603.
Asparagus officinalis L. 565. 567.
Asphodeline lutea Rchb. 568.
Asphodelus clavatus L. 568.
—— fistulosus L. 573.
—— microcarpus Viv. 568*. 569.
Asterolinum stellatum Lk. 541. 550.
Atractylis cancellata L. 607. 608.
Avena elatior L. 580.
—— sativa L. 571.
Avicennia L. 598.

Balanophora involucrata Hook. 558.
Bambusa spinosa Roxb. 571.
Barkhausia setosa DC. 542.
Barringtonia Vriesii T. et B. 563.
Basella ramosa Jacq. 541.
Batrachium heterophyllum Mart. 554.
Benincasa cerifera Savi 546.
Berardia subacaulis Vill. 562.
Bergenia bifolia Mönch. 553.
Berteroa incana DC. 587.
Bertholletia Humb. et Bonpl. 563.
Bertolonia maculata DC. 554.
Beschorneria tubiflora Kth. et Bouch. 573. 574.
Biophytum sensitivum DC. 613.
Biscutella auriculata L. 542. 603.
Bletia verecunda Ldl. 577.
Bombaceen 562.
Borragineen 580.
Bowiea volubilis Haw. 573*. 574. 605.
Brassica Napus L. 542.

Briza maxima L. 570.
Brizopyrum siculum Lk. 571.
Buche 579.
Bulliarda aquatica DC. 554.
Bunium creticum d'Urv. 562.
—— petraeum Ten. 562. 609.

Cacteen. 554. 558. 600.
Caelebogyne ilicifolia Müll. 549.
Calla palustris L. 566.
Calycanthus Ldl. 607.
—— floridus L. 542.
Camelina sativa Cntz. 587.
Campanula medium L. 613.
Campanulaceen 541.
Canna L. 567. 595.
—— indica L. 567.
—— speciosa Rosc. 567.
Capnorchis cucullaria. Borkh. 642.
Capsicum annuum L. 594.
Cardamine chenopodifolia Pers. 590.
Cardiospermum Halicacabum L. 542.
Cardopatium corymbosum L. 607. 608*.
Carex caucasica Stev. 572.
—— lagopina Wahlbg. 572.
—— maxima Scop. 571.
Carica hastaefolia 549*. 591. 607.
—— microcarpa Jacq. 591.
—— Papaya L. 591.
Carum Bulbocastanum Koch 562. 609.
Castanea L. 556.
Castelnavia princeps 614.
Catananche coerulea L. 598.
Centaurea Kerneriana Janka 562.
Cerinthe major L. 542.
Chaerophyllum bulbosum L. 552.
Chamaedorea Willd. 567.
Chamaerops L. 567.
Chenopodiaceen 579.
Chenopodina maritima M.-Tand. 594.
Cicuta virosa L. 542.
Cistus villosus L. 542. 598.
Citrus L. 557. 559.
—— Aurantium L. 561.
Claytonia perfoliata Donn. 609.
Clematis recta L. 557.
Cleome pungens Willd. 542.
Clintonia pulchella Lindl. 553*. 595.
Cobaea scandens Cav. 585*. 593. 598. 612.
Coccinia indica W. et Arn. 546. 581.
Cocosnuss 596. 601.
Coffea arabica L. 601.
Collomia Nutt. 588.
Comarum palustre L. 599.
—— Salesowii 604*.
Commelyna clandestina Kunth 568*. 569.
—— stricta Desf. 569.
—— tuberosa L. 569.
Commelynaceen 569. 598. 601. 605.
Compositen 541.
Coniferen 542. 550.
Convallaria majalis L. 565.
—— Polygonatum L. 567.
Convolvulaceen 541. 593. 610.
Convolvulus tricolor L. 541.
Cornucopiae cucullatum L. 571.
Coronilla montana Scop. 614.
Corydalis DC. 562. 609.
—— cava Schwgg. 612.
—— fabacea Pers. 612.
Crassula albiflora Sims 554. 614.
Crassulaceen 579. 600. 614.
Crocus Trn. 574.
Croton leiocarpum 549.
Cruciferen 541. 542. 587. 588. 603. 606.
Cryptomeria japonica Don. 543.
Cucumis Citrullus Ser. 545.
—— sativus L. 545.
Cucurbita Pepo L. 545. 546*. 548. 606. 612.
Cucurbitaceen 545. 581. 598. 602. 603.
Cuphea Jacq. 548. 583. 603.
—— petiolata Köhne (viscosissima Jacq.) 548. 583. 584*.
—— procumbens Cav. 548.
Cuscuta L. 600.
—— chilensis Ker. 559.
—— compacta Juss. 559.
—— Epilinum Weihe 559.
—— Epithymum L. 559.
—— europaea L. 559.
—— vulgivaga Engelm. 559.
—— tenuiflora Engelm. 559.
Cuscuteen 559.
Cycadeen 556.
Cyclamen L. 560. 561. 611.
Cyclanthera explodens Naud. 545.
—— pedata Schrad. 545. 598.
Cynanchum L. 613.
Cynoglossum pictum Ait. 580.
Cynomorium coccineum L. 558.
Cyperus Irio L. 572*.
—— Papyrus L. 572*.
Cyperaceen 564. 571. 577. 594. 599. 601. 608.

Dactylotaenium aegyptiacum Jacq. 571.
Dasylirion acrostichum Zucc. 568.
Dattel 567. 601.
Daucus L. 613.
Delphinium Tourn. 552.
—— elatum L. 601.
—— alpinum Kit. 601.
Dendrochilum glumaceum. Ldl. 577.
Desmanthus depressus H. et B. 542.
Dentaria Tourn. 557.
—— bulbifera L. 560. 610.
—— digitata Lam. 610.
—— enneaphyllos L. 610.
Dianella atrata Hort. Petrop. 568*. 569.
Digraphis arundinacea Trin. 571.
Dineba arabica Jacq. 571.
Dioscorea alata L. 566.
Dipteracanthus squarrosus Fenzl. 583. 593.
Dodecatheon Meadia L. 552.
Draba lapponica Willd. 587.
—— muralis L. 587.
—— Wahlenbergii. Hartm. 587.
Dracaena Draco L. 565. 566.
Dracocephalum Moldavica L. 588.
Drosera L. 612.
Dryobalanops Camphora Colebr. 562.

Echalium Elaterium Rich. 546.
Eiche 556. 579.
Elatine hexandra DC. 553*. 554. 594.
Eleusine Gärtn. 571.
—— coracana Pers. 570.
Elymus canadensis L. 570.
Epheu 601. 610.
Epipogon Gmelini Rich. 578.
Eranthis hiemalis Salisb. 609.
Erbse 556. 557.
Erigeron alpinum Lam. 581. 582*.
—— canadense L. 581.
—— glabratum Hoppe 581.
—— Villarsii Bell. 581.
Erinus alpinus L. 613.
Erodium. L'Hérit. 580.

Eryngium pandanifolium Cham. et Schlecht. 601.
Eucalyptus L'Hérit. 548.
—— globulus Labill. 553. 599.
Euphorbia L. 595. 598. 614.
—— Cyparissias L. 614.
—— Lathyris L. 549.
—— variegata L. 549.
Euphorbiaceen 549.
Euterpe Mart. 567.

Fagus silvatica L. 598.
Fedia cornucopiae Vahl. 541.
Ferula Candelabrum Heldr. et Sart. 551.
Ferulago DC. 552.
Ficaria ranunculoides Rth. 562.
Fourcroya tubiflora 573.
Frankenia hirsuta L. var. hispida DC. 553.
Fritillaria imperialis L. 574.
—— montana Hoppe 574.
Fumaria officinalis L. 609.
Fumariaceen 612.

Gagea lutea Schult. 574.
Galanthus nivalis L. 566.
Galium saccharatum All. 613.
Genisteen 557.
Geraniaceen 610.
Geum atrosanguineum 613.
Gilia achilleaefolia Benth. 588.
Gingko biloba L. 556.
Gladiolus communis L. 568.
Glinus lotoides L. 554.
Globba bulbifera Roxb. 567.
Globularia nudicaulis L. 603.
Glumaceen 594.
Gnetum Gnemon L. 548. 602. 611.
Gramineen 564. 570. 571. 580. 593. 599. 601, 608.
Grammanthes gentianoides DC. 554. 595. 614.
Gratiola officinalis L. 554.
Greenovia aurea Webb. 614.
Gunnera chilensis 542.
Guttiferen 563.
Gynandropsis pentaphylla DC. 594.

Haemanthus puniceus L. 566.
Haloragis Cercodia Ait. 599.
Hedera Helix L. 601.
Heimia salicifolia Lk. et Ott. 554.
Helianthus L. 606.
Helianthemum niloticum Pers. 542.
Heliotropium europaeum L. 541.
Helobiae 575. 594.
Himantophyllum miniatum Hook. 565*. 566.
Hippuris vulgaris L. 554.
Hiraea DC. 562.
Homeria elegans Sweet. 565. 567.
Hordeum jubatum L. 571.
Hunnemannia fumarioides Sweet. 595.
Hutchinsia alpina R. Br. 587.
Hura crepitans L. 549.
Hyacinthus L. 574.
—— candicans Baker 574.
Hydrocotyle vulgaris L. 599.
Hydrolea spinosa L. 554.
Hyphaena crinita Gärtn. 567.

Impatiens noli tangere L. 598.
Inula candida L. 608.
Johrenia fungosa Boiss. 552.
Ipomaea sibirica Jacq. 542.
Irideen 601.
Iris Pseudacorus L. 564. 565*. 566.
—— sibirica L. 568.
Isatis tinctoria L. 604.
Isnardia palustris L. 554.
Isolepis Savii Seb. Maur. 572*.
Juglans regia L. 556.
Juncus bufonius L. 575.
Jussiaea acuminata Sw. 553.
—— longifolia DC. 553.
Ixia craterioides Gawl. 565.

Kentrophyllum lanatum DC. 613.
Kobresia caricina Willd. 572.

Labiaten 588. 610.
Lagenaria vulgaris Ser. 545.
Lagurus ovatus L. 571.
Lallemantia peltata F. et M. 588.
Larix europaea DC. 543.
Lathyrus Aphaca L. 611.
—— Nissolia L. 611.
Lecythis Löfl. 563.
Leguminosen 559.
Lemna L. 596. 600.
Lemnaceen 565.
Leontice altaica Pall. 552.
—— Leontopetalum L. 598. 607.
—— vesicaria Pall. 552.
Leontopodium alpinum Cass. 542.
Lepidium sativum L. 610.
Lepturus subulatus Rth. 571.
Leucojum aestivum L. 566.
—— vernum L. 566.
Ligustrum vulgare L. 594. 613.
Liliaceen 564. 565. 571. 601. 608.
Lilium giganteum Wall. 574.
—— Martagon L. 574. 613.
Limnanthemum nymphaeoides Lk. 553.
Limnanthes Douglasii R. Br. 547*. 552. 553. 560. 599.
Linaria Juss. 614.
Linde 610.
Lindheimeria texana Engelm. 546. 603.
Linum L. 587. 606.
Lobelia Erinus L. 553.
—— urens L. 595.
Lobeliacee 553.
Loranthaceen 559. 587. 600.
Loranthus L. 559.
—— longiflorus Desv. 559.
—— uniflorus Jacq. 559.
Luffa acutangula Roxb. 546.
Lupinen 542. 557.
Lythraceen 583.
Lythrum Hyssopifolia L. 554.
—— Salicaria L. 554. 594.
—— thesioides M. B. 583.

Maclura aurantiaca Nutt. 613.
Malvaceen 610.
Mamillaria micrantha Miq. 558.
Mandel 555.
Martynia L. 546. 603.
Megarrhiza californica Torr. 546. 555. 556.
Medicago echinata Bouch. 596. 598. 604.
—— intertexta Willd. 593. 605.
—— terebellum Willd. 593. 605.
—— turbinata Willd. 593.
Meliaceen 598.
Melica Caffrorum Schrad. 571.
Menyanthes trifoliata L. 553.
Mercurialis L. 613.
—— annua L. 610.
—— perennis L. 557. 610.
Mesembryanthemum crystallinum L. 594.
Methonica virescens 567.
Mimosa pudica L. 546*. 547. 548. 598. 603.
Mirabilis Jalapa L. 545.
—— longiflora L. 545.
Mistel 559.

Momordica Balsamina L. 546.
—— Charantia L. 545.
Monechma angustifolium Nees 595.
Monocosmia monandra Rohrb. 595.
Monotropa L. 559.
Moscharia pinnatifida R. et Pav. 643.
Muehlenbergia Spica venti Trin. 571.
Musa Ensete Gmel. 567. 598.
Myrsiphyllum asparagoides Willd. 565. 567.
Myrtaceen 548.
Myzodendron brachystachyum DC. 559. 587.
—— punctulatum Banks. 559. 587.

Najas L. 575. 596.
Narthecium ossifragum Huds. 576.
Navaretia heterophylla Benth. 588.
Nelumbium Juss. 555. 600.
Nemophila atomaria F. et Mey 541. 542.
Neottia Nidus avis Rich. 578.
Nerium L. 559.
Nolana atriplicifolia Don. 609.
Nuphar luteum Sm. 555.
Nyctagineen 561. 601. 603.
Nymphea L. 555.
—— Amazonum Mart. Zucc. 556*.

Oenothera acaulis Cav. 542.
Onobrychis arenaria DC. 605.
—— caput galli L. 597. 604. 608*.
—— ebenoides Boiss. et Spr. 598. 604.
Ophrydeen 577.
Opoponax orientale Boiss. 604.
Opuntia Tourn. 558.
Orchideen 564. 577. 578. 579.
Ornithogalum longebracteatum Jacq. 574.
Orobanche L. 558. 600.
Oryza sativa L. 571. 599.
Ouvirandra Thou. 576.
Oxybaphus Cervantesii Lag. 589.
—— floribundus Chois. 545.
—— glabrifolius Vahl 589.
—— viscosus L'Hérit. 544*. 589. 598.

Pachira aquatica Aubl. 562.
Paconia L. 557.
Palmen 564. 565. 597. 608.
Pancratium illyricum Forsk. 565. 566.
—— maritimum L. 566.
Pandanus L. 596.
Panicum L. 571.
—— miliaceum L. 570.
Papaveraceen 542. 550. 579.
Papilionaceen 557. 593. 595. 610. 611.
Passiflora gracilis H. et B. 550.
Passowia odorata Karst. 559.
Pedicularis Sceptrum Carolinum L. 603. 604*.
Peltaria augustifolia DC. 603.
Peplis Portula L. 583.
Persoonia Smith 538.
Phlox Drummondi Hook. 540*. 541.
Phalaris canariensis L. 571.
—— coerulescens Desv. 571.
Pharbitis hederacea Chois. 542. 595.
Phascolus multiflorus Lam. 557. 606.
—— vulgaris L. 557. 606.
Philadelphus coronarius L. 553.
Philydrum lanuginosum Gärtn. 575*. 576.
Phleum pratense L. 570.
Phoenix dactylifera L. 566. 567.
Phucagrostis major Caul. 576.
Phyllodoce taxifolia Salisb. 553*. 554.
Physalis Alkekengi L. 594.
Phytelephas Ruiz et Pav. 596.
Phyteuma spicatum L. 541.
Pimpinella Anisum L. 552.
Pinellia tuberifera 566. 643.
Pinguicula Trn. 560. 561. 611.
—— caudata Schloth. 561.
—— grandiflora Lam. 561.
—— lusitanica L. 561.
—— vulgaris L. 561.
Pinus Pinea L. 543. 544. 595.
—— silvestris L. 543. 544.
Pirola Trn. 560.
Piroleen 579.
Pirus Cydonia L. 587.
Pistacia Terebinthus L. 586.
Pistia L. 565. 600.
—— stratiotes L. 596.
Plantago L. 587.
Platycodon autumnale Decaisne 541.
Polemoniaceen 588.
Portulaca Thelussoni Ldl. 540*. 542. 595.
Posidonia Caulini König 576.
Potamogeton L. 575. 595.
Poterium spinosum L. 591.
Prangos Ldl. 552.
Primulaceen 550.
Psittacanthus Mart. 538.

Ramondia pyrenaica L. C. Rich. 554.
Ranunculaceen 552.
Reseda virescens Hornem. 540*. 541. 595.
Rhamnus cathartica L. 610.
—— Frangula L. 610.
—— tinctoria W. K. 541. 595.
Raphanus L. 561.
Rhinanthus L. 559.
Rhizophora Mangle L. 562. 598.
Rhodiola rosea L. 554. 644.
Rhodotypus kerrioides Sieb. et Zucc. 595.
Ricinus communis L. 548. 549. 595. 598. 606. 607.
Rivina brasiliensis Nocca 540*. 541. 607.
Ruellia L. 582. 583.
—— Schaueriana Bth. et Hook. 583.
—— strepens Forsk. 582.
Ruppia L. 576. 578. 599.

Sagittaria cordifolia Roxb. 575.
—— sagittaefolia L. 575. 576.
Salsola Soda L. 542.
Salvia L. 588.
—— coccinea L. 643.
—— viridis L. 588.
Scabiosa L. 603.
—— dichotoma Ucria 546. 547*.
—— maritima L. 546.
Scandix australis L. 580. 604.
Scilla autumnalis L. 574.
—— bifolia L. 574.
Scirpus Trn. 572.
—— lacustris L. 572*.
Scitamineen 594.
Scorpiurus vermiculatus L. 592*.
Scorzonera humilis L. 539. 540*. 643.
Secale fragile Bbrst. 571.
Sedum coeruleum Vahl 644.
Selliera radicans Cav. 553. 609.
Sempervirum patens Gris. 553*. 554.

Senecio Doria L. 581. 582*.
—— elegans L. 581. 582*.
—— erraticus Bert. 581.
—— spathulaefolius DC. 581. 582.
—— vernalis Walds. et Kit. 581.
—— vulgaris L. 581. 582.
Setaria italica P. B. 570.
Sicyos angulata L. 546. 612.
Sicyosperma gracile A. Gray 546. 598. 603.
Sileneen 541. 579.
Sinapis arvensis L. 587.
Sisymbrium Irio L. 587.
Sisyrynchium L. 574.
Smilacina bifolia Desv. 567.
Smyrnium L. 552. 605. 612. 613.
—— olusatrum L. 550. 557*.
—— perfoliatum Mill. 552.
Solaneen 579.
Sorghum Pers. 571.
Spadicifloren 594.
Sparganium ramosum Huds. 576.
Spergula L. 611.
Statice sinuata L. 603.
Stephanophysum puchellum C. A. M. 583.
Sterculia acerifolia Cunningh. 549. 595.
—— platanifolia L. 542. 549. 586. 595.
Stipa L. 580.
Stratiotes aloides L. 576.
Streptocarpus polyanthus Hook. 554.
—— Rexii Ldl. 554.
Stylidium adnatum R. Br. 560.
Syncleisis aconitifolia Maxim. 562.

Tamus communis L. 566.
Taraxacum officinale Wigg. 542.
Taxus baccata L. 550.
Teesdalia nudicaulis R. Br. 587.
Tetragonia expansa Ait. 542. 596.
Thesium L. 559.
Thunbergia reticulata Hochst. 595.
Tigridia Pavonia Pers. 567.
Tinnantia erecta Fenzl 569. 598.
Tofielda borcalis Wahlb. 576.
Tordylium syriacum L. 551.
Tradescantia discolor L'Herit. 568*. 598.
—— virginica L. 569.
Trapa natans L. 563.
Tribulus terrestris L. 546. 547*. 548. 599.
Tricerastes glomerata Presl. 553. 595.
Trichosanthes L. 546.
Trifolieen 557.
Triglochin L. 575.
—— bulbosum L. 575*. 576.
Trisetum neglectum R. et Sch. 571.
Triticum Trn. 570.
—— vulgare L. 570.
Tulipa Trn. 574.
Tussilago Farfara L. 542.
Typha angustifolia L. 575*. 576. 595. 609.
—— latifolia L. 575.

Ulmus effusa Willd. 603. 604.
Umbelliferen 550. 551. 604.
Umbilicus pendulinus DC. 551. 614.
Uralepis cuprea Kth. 571.
Urtica dioica L. 590.
—— pilulifera L. 590. 613.
Urticaceen 562.
Utricularia L. 563.

Vallisneria spiralis L. 575.
Vangueria edulis Vahl 555. 556*.
Verbena angustifolia Mich. 542. 609.
Veronica Beccabunga L. 553.
Vesicaria sinuata Poir. 542.
Vicieen 556. 557.
Victoria Schomb. 555.
Villarsia parnassifolia R. Br. 550. 553. 595.
Viscum album L. 611.

Wilbrandia drastica Mart. 581.
Welwitschia mirabilis Hook. 548. 602.

Xanthium strumarium L. 580.
Xanthochymus dulcis Roxb. 563.

Yucca gloriosa L. 568.

Zamia mexicana Miq. 556.
—— muricata Willd. 556.
—— spiralis Salisb. 557.
Zannichellia palustris L. 576.
Zygophyllum Fabago L. 542.

Berichtigung.

Seite 540 in der Figurenerklärung Portulaca statt Portulacca, ebenso Seite 542, al. 6 von oben.

Seite 553 al. 5 von unten Tricerastes statt Triceratis.

Seite 556 in der Figurenerklärung Amazonum statt amazonica.

Seite 563 Anmerkung 7 al. 2 IV 1884 statt III 1883.

XII.

Über intramolekulare Athmung.

Von

W. Pfeffer.

(Unter Zugrundelegung der von Dr. W. P. Wilson ausgeführten Versuche.)

1. Methodisches.

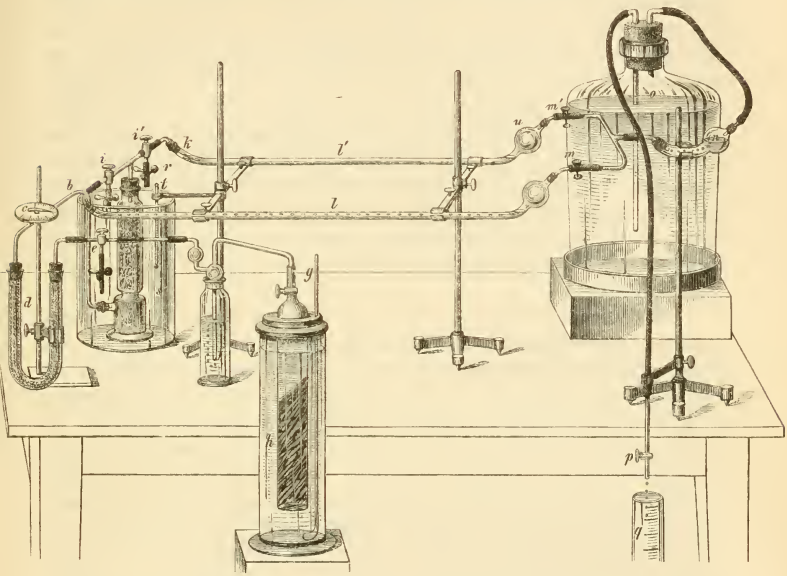
In den Jahren 1881 und 1882 untersuchte Herr Dr. W. P. Wilson die in der intramolecularen Athmung im Vergleich zur normalen Athmung gebildete Kohlensäuremenge. Die aus den Untersuchungen an zahlreichen Pflanzen sich ergebenden allgemeinen Resultate wurden in einer vorläufigen Mittheilung[1]) veröffentlicht, an der beabsichtigten ausführlichen Darstellung aber wurde Herr Dr. Wilson, der inzwischen nach Amerika zurückkehrte, durch die Missgunst des Schicksals verhindert, das ihm auch fernerhin sobald nicht ermöglichen dürfte, die beabsichtigte Bearbeitung durchzuführen. Ich glaube deshalb dem Wunsche des Herrn Dr. Wilson nachkommen zu sollen, die fraglichen Untersuchungen hier zu veröffentlichen, wenn ich auch bedauern muss, nach den mir zugegangenen Papieren nur einen Theil der zahlreichen Experimente mittheilen zu können[2]), die unter meinen Augen ausgeführt wurden. Nach Mittheilung der Methode, welche auch in anderen Untersuchungen im Tübinger Institut sich bewährte, und der unmittelbaren Versuchsergebnisse sei es mir dann gestattet, die Frage der intramolecularen Athmung weiter zu discutiren.

Die angewandte Methode läuft darauf hinaus, abwechselnd einen Luftstrom und Wasserstoffstrom über die Pflanzen zu leiten und die von dem

1) Flora 1882, p. 93.

2) Der Unvollständigkeit der mir zugegangenen Aufzeichnungen halber konnte auch in den einzelnen Experimenten nicht immer die wünschenswerthe Vollständigkeit hinsichtlich der näheren Ausführung angegeben werden.

Gasstrom mitgenommene Kohlensäure durch Absorption in Barytwasser zu ermitteln. Wie ein Blick auf die nebenstehende Figur 1 und wie die nachfolgende Beschreibung lehrt, schließt sich die Versuchsanstellung der Methode



an, welche Pettenkofer[1]) zur Bestimmung der von Thieren exspirirten Kohlensäure benutzte, und die u. a. Rischavi[2]) zur Ermittelung der von Pflanzen exhalirten Kohlensäure verwandte.

Mit Hülfe des Aspirators *o* wird über die im Glascylinder *a* befindlichen Pflanzen Luft (resp. Wasserstoff) geleitet, welche die mit Barytwasser gefüllten Pettenkofer'schen Absorptionsröhren (*l* und *l'*) zu passiren hat, welche etwa 110 cm lang sind und 90 ccm Barytwasser enthalten. Bei Anwendung von halbgesättigtem Barytwasser war die Absorption der Kohlensäure immer so vollkommen, dass das Barytwasser in dem Gefäße *n* stets klar blieb, wenn in der Stunde 3 Liter oder selbst 4 Liter Luft das Absorptionsrohr passirten.

Das kohlensäurefreie Gas tritt durch das Glasrohr *b* in den über dem Fuß des Cylinders *a* befindlichen Tubulus ein[3]) und hat also die Pflanzen

1) Abhandlg. d. Bayr. Akad. d. Wissenschaft. 1862, Bd. IX, Abth. 2, p. 231.

2) Landwirthschaftl. Versuchsstationen 1876, Bd. 16, p. 321.

3) Vereinzelt diente zur Aufnahme der Pflanzen auch ein einfacher Glascylinder, der mit doppelt durchbohrtem Kautschukkork geschlossen war. Durch die eine Durch-

zu passiren, um zu der oberen Oeffnung des Cylinders zu gelangen, in der mittelst eines Kautschuckkorkes ein *T*-Rohr eingesetzt ist, das an jedem seiner beiden Arme je einen Doppelweghahn (*i* u. *i'*) trägt. Durch Drehung dieser Hähne kann man bewerkstelligen, dass das Gas das Absorptionsrohr *l* oder *l'* passirt. Ist z. B. *l'* gegen das Gefäß *a* abgesperrt, so communicirt mittelst des durchbohrten Fortsatzes des Glashahnes *i'* das Absorptionsrohr *l'* mit der Luft und solche Communication ist natürlich für den Cylinder *A* hergestellt, wenn der Hahn *i'* um 180 Grad gedreht wird. Durch Ansetzen einer Luftpumpe an diesen Fortsatz des Glashahnes lässt sich also der Cylinder evakuiren, wovon in der bald näher zu beschreibenden Weise Gebrauch gemacht wurde. Die Absperrung dieses Glashahnfortsatzes mittelst Kautschuckschlauches und Quetschers ist nöthig, während die Absorptionsröhre mit der Außenluft communicirt, damit das eingefüllte Barytwasser nicht ausfließt und Kohlensäure der Luft nicht ihren Weg in die Absorptionsröhre finden kann.

Der Doppelweghahn bei *e* lässt in der einen Stellung Luft, in der anderen Wasserstoffgas zu den Pflanzen gelangen, welches letztere in *h* aus Zink und Schwefelsäure entwickelt wird. Zur Reinigung hat das Wasserstoffgas eine Lösung von Kaliumpermanganat *f* und die mit Kalilauge getränkten, in der *U*-Röhre *d* befindlichen Bimssteinstücke zu passiren. In Wilson's Versuchen war zumeist zwischen *f* und *h* ein kleines *U*-Rohr eingeschaltet und so mit Quecksilber gefüllt, dass letzteres eine Sperre gegen den Wasserstoffapparat bildete, das Wasserstoffgas aber schon bei geringem Ueberdruck passiren ließ. Diese Vorrichtung bietet für die Regulation des Wasserstoffstromes einige Vortheile, auf welche ich hier nicht weiter eingehe. Uebrigens empfiehlt es sich, an Stelle der Waschflasche *f* ein *U*-Rohr zu bringen, das mit Kaliumpermanganat gefüllte Bimssteinstücke enthält.

Die mit Kali getränkten Bimssteinstücke im *U*-Rohr *d* halten die Kohlensäure zurück, mag ein Luft- oder Wasserstoffstrom den Apparat passiren. Wie wiederholte Versuche ergaben, in denen zwischen *d* und *a* ein Gefäß mit Barytwasser sich befand, war die Kohlensäureabsorption auch dann noch vollständig, wenn den Apparat ein stärkerer Gasstrom passirte, als er in den Versuchen in Anwendung kam, und nach diesen Erfahrungen konnte ein mit Barytwasser gefülltes Kontrolfläschchen zwischen *d* und *a* entbehrt werden. Auf eine kleine Verunreinigung des Wasserstoffs mit Kohlenwasserstoffen oder Kohlenoxyd brauchte keine Rücksicht genommen zu werden, da diese Gase in Barytwasser nicht absorbirt werden und in selbst

---

bohrung wurde dann das Gas zugeleitet, welches aber wieder die Pflanzen von unten nach oben passiren musste. Bei dem Einfüllen der Pflanzen war nämlich ein dünner bis auf den Boden reichender Kautschuckschlauch eingeführt worden, der weit genug hervorsah, um ihn vor dem Aufsetzen des Korkes dem in diesem steckenden zuleitenden Gasrohr anzufügen.

erheblicher Menge die Pflanzen nicht schädigen. Allfällig vorhandener Arsenwasserstoff wurde durch Kaliumpermanganat zerstört, und dass der Wasserstoff keine die Pflanze schädigenden Beimengungen enthielt, lehrten direkt die Versuche. Denn nach Aufenthalt im Wasserstoffgas kehrte in der Luft die frühere Athmungsthätigkeit wieder und in Gemengen von Wasserstoff und Sauerstoff lieferten die Pflanzen gleichviel Kohlensäure wie in Luft.

War in der bezeichneten Weise der Apparat mit Pflanzen gefüllt und zusammengestellt, so wurde mittelst des Aspirators ein Luftstrom durch den Apparat, z. B. durch das Absorptionsrohr *l* geleitet. Die Ausgiebigkeit dieses Luftstromes wurde durch die bei *p* in den graduirten Cylinder *q* abfließende Wassermasse bemessen und in gewünschter Weise durch die Glashähne *c* und *p* regulirt. Der Griff des Glashahnes *c* war, um eine feine Einstellung zu ermöglichen, durch ein angesetztes Glasröhrchen verlängert, dessen ausgezogene Spitze auf dem in der Figur dargestellten Gradbogen spielte.

Hatte der mit Kohlensäure beladene Gasstrom während der gewünschten Zeit das Absorptionsrohr *l* passirt, so wurde zunächst der Quetschhahn *m'* geöffnet, dann wurden gleichzeitig die Hähne *i'* und *i* um 180 Grad gedreht, so dass ohne Störung der Gasstrom von nun ab das Absorptionsrohr *l'* zu passiren hatte. Nach Schluss von *m* konnte dann das Absorptionsrohr entfernt und sein Inhalt in einen Glascylinder entleert werden. An Stelle dieses Absorptionsrohres wurde darauf ein anderes eingesetzt und dieses vor Schließung des Kautschuckstopfens bei *u* mit 90 ccm Barytwasser mittelst einer Pipette gefüllt. Das Auswechseln der Absorptionsröhren wurde der von Ruschavi angewandten Methode vorgezogen, welche dieses Wechseln der Röhren vermeidet, aber eben dieserhalb an einigen hier nicht zu erörternden, nicht allzusehr ins Gewicht fallenden Nachtheilen leidet. Das Auswechseln und Füllen der Röhren ist übrigens sehr schnell und ohne Gefahr, dass Kohlensäure aus der Luft absorbirt wird, auszuführen. Zur bequemen Füllung der Pipette hielten wir das Barytwasser in einer Flasche, in deren an der Basis befindlichen Tubulus ein Kautschuckschlauch eingesetzt war. Durch Oeffnen des diesen abschließenden Quetschers wurde zunächst etwas Barytwasser herausgetrieben, darauf die Pipette mit der Spitze in den Schlauch geführt und nach deren Füllung der Quetscher geschlossen. Die Barytlösung wurde in bekannter Weise durch ein auf die obere Oeffnung gesetztes, mit Natronkalk gefülltes Rohr kohlensäurefrei gehalten.

Sollten die Pflanzen in eine Wasserstoffatmosphäre gebracht werden, so wurde durch Drehung von *e* die Communication mit *h* hergestellt, die Communication von *a* mit den Absorptionsröhren *l* und *l'* durch entsprechende Stellung der Glashähne *i* und *i'* unterbrochen und mittelst der Wasserstrahlluftpumpe von *r* aus evakuirt. Nachdem die Luft in *a* und in

den Waschgefäßen bis zum Hahne *g* auf einige Millimeter verdünnt und darauf der Quetschhahn bei *r* geschlossen war, ließ man sich den Apparat durch langsames Oeffnen des Hahnes *g* mit Wasserstoff anfüllen. Nach Schluss dieses letztgenannten Hahnes wurde dann die Evakuation noch 2 oder 3 mal wiederholt und so in kurzer Zeit, wie leicht ersichtlich, der Sauerstoff im Apparate bis auf verschwindende Spuren verdrängt.

Durch entsprechende Stellung der Hähne wird dann in bekannter Weise ein Wasserstoffstrom durch *a* und die Absorptionsröhre geleitet und weiterhin in der beschriebenen Weise der Strom in das andere Absorptionsrohr gelenkt. Um nach der Umfüllung einer Absorptionsröhre die bei *k* befindliche Luft zu entfernen, leitet man, bevor man bei *u* schließt, von *r* aus einen kohlensäurefreien Wasserstoffstrom durch die Barytlösung. Sollten die Pflanzen wieder in Luft gebracht werden, so wurde wieder evakuirt und nach entsprechender Umstellung des Hahnes *e* Luft einströmen gelassen.

Gleichmäßige Produktion der Kohlensäure vorausgesetzt, wird das Barytwasser nur dann genau die in der Versuchszeit gebildete Kohlensäure enthalten, wenn der Gehalt an dieser in der abströmenden und in der im Cylinder vorhandenen Luft während der Versuchszeit unverändert bleibt. Denn ist z. B. die Luft im Cylinder zu Ende des Experimentes reicher an Kohlensäure als zu Anfang, so wurde sie durch inzwischen producirte Kohlensäure bereichert und dem entsprechend wird die in das Barytwasser gelangende Kohlensäure hinter der wirklich producirten zurückbleiben. Erst nachdem die Luft im Cylinder *a* einen stationären Zustand erreicht hat, kann also die in der Zeiteinheit gebildete Kohlensäure durch unsere Methode exakt bemessen werden, und dieses natürlich nur dann, wenn der Luftstrom während des Versuches gleichmäßig gehalten wird.

Da nach der Evakuation die Luft in dem Apparate ärmer an Kohlensäure ist, kann die erzeugte Kohlensäuremenge zunächst nicht exakt bemessen werden. Die Erfahrung lehrte aber, dass bei Durchleitung eines gleichmäßigen Gasstromes der stationäre Zustand im Laufe einer halben Stunde erreicht war, d. h. dass dann für jede folgende halbe Stunde eine gleich große Menge Kohlensäure in das Barytwasser geführt wurde. Ich beschränke mich auf diese empirische Erfahrung und unterlasse eine theoretische Diskussion hinsichtlich der Herstellung dieses stationären Zustandes um so mehr, als u. a. die Absorptionsverhältnisse der Kohlensäure in den Pflanzen einen nicht genau genug bekannten Faktor abgeben. Bemerkt sei hier nur, dass die für die Aufnahme der Pflanzen dienenden verschiedenen Gefäße *(a)* 200 bis 370, vereinzelt 460 ccm fassten, und dass die locker eingefüllten Pflanzen mehr als $^1/_3$, zumeist nahezu die Hälfte dieses Rauminhaltes füllten.

Eine genügende Konstanz des Luftstromes ist bei einiger Uebung leicht zu erzielen: in unseren Versuchen, in denen immer auf 3 Liter in der Stunde regulirt wurde, betrugen die Abweichungen der faktisch in dieser Zeit pas-

sirenden Luft fast nie mehr als 30, in seltenen Fällen 60 ccm. Dass die aus dem Luftstrom, sowie die überhaupt aus der Methode entspringenden Fehler bei genügender Sorgfalt auf eine sehr geringe Größe zurückgehen, zeigt unmittelbar die Uebereinstimmung der in aufeinanderfolgenden Zeitabschnitten mit denselben Pflanzen gewonnenen Kohlensäuremenge. In einem mir vorliegenden Versuche mit jungen Keimpflanzen von Vicia faba ergeben sich folgende im Luftstrom producirten Kohlensäuremengen für je $^1/_2$ Stunde: 11,4; 11,5; 11,5; 10,9; 11,6; 11,7 mg. In diesen Werthen ist nur die erste halbe Stunde nach der Evakuation nicht angeführt, welche 9,5 mg Kohlensäure lieferte. Aehnliche übereinstimmende Resultate wurden auch in Versuchen im Wasserstoffstrom und mit anderen Pflanzen gewonnen. Ebenso wurde festgestellt, dass nach einer Evakuation, sobald der stationäre Zustand wieder erreicht war, die Pflanzen gleichviel Kohlensäure lieferten wie zuvor, und dass auch nach kürzerem Aufenthalt in Wasserstoffgas in Luft die frühere Athmungsthätigkeit zurückkehrte.

Nach diesen experimentellen Belegen darf ich wohl ein näheres Eingehen auf die aus einer Inkonstanz des Luftstromes entspringenden Fehler unterlassen. Bemerken will ich indess, dass bei Beginn des Versuches das ablaufende Wasser nicht genau das passirende Luftvolumen anzeigt, da eine gewisse Luftverdünnung durch die Heberwirkung erreicht wurde. Mit Rücksicht auf die Beeinflussung des Luftvolumen durch Temperatur und Absorptionsverhältnisse ist es geboten, das Wasser im Ballon *o* auf Zimmertemperatur und diese möglichst konstant zu halten. Auch empfiehlt es sich, den Ballon immer möglichst mit Wasser angefüllt zu benutzen.[1]) Auch ist es ohne weiteres einleuchtend, warum es vortheilhaft ist, das zur Aufnahme der Pflanzen bestimmte Gefäß so klein als möglich zu wählen.

Aendert sich während der Versuchszeit die Produktion der Kohlensäure, nimmt diese z. B. zu, so muss natürlich, ehe der Uebergang auf den statio-

1) Späterhin wurde auch die Genauigkeit der Luftstrommessung aus dem abfliessenden Wasser mit Hülfe eines Elster'schen Experimentirgasmessers kontrolirt, welchen die durch *b* eintretende Luft passiren musste. Die Angaben beider Messungen differirten höchstens um 5 ccm. Dass eine selbst größere Variation im Luftstrom keine ins Gewicht fallenden Fehler bedingt, kann eine einfache Erwägung zeigen, die, wenn sie auch nicht mathematisch exakt ist, doch eine genügend richtige Vorstellung dieses Versuchsfehlers gewährt. Wenn eine Pflanzenmasse dauernd 20 mg Kohlensäure pro Stunde erzeugt, so wird, wenn in dieser Zeit 3 Liter Luft den Apparat passiren, diese nach Erreichung des stationären Zustandes bei ihrem Austritt 0,666 Proc. Kohlensäure enthalten. Dieser Kohlensäuregehalt sinkt für den stationären Zustand auf 0,654 Proc., wenn pro Stunde 3060 ccm Luft durch den Apparat gehen. Die Kohlensäureproduktion würde dann um 0,024 mg zu hoch gefunden werden, wenn wir voraussetzen, dass in dem Cylinder *a* sich 200 ccm Luft befinden, welche der abströmenden Luft gleich zusammengesetzt sind und also bei Übergang von einem zum andern stationären Zustand um 0,024 mg Kohlensäure weniger enthalten würden. (Faktisch ist die Luft im unteren Theil des Cylinders ärmer an Kohlensäure.)

nären Zustand perfekt geworden ist, eine geringere Kohlensäureproduktion gefunden werden. Doch wird in allen Fällen das Versuchsresultat anzeigen, ob eine Zunahme oder Abnahme der Athmung eintrat.

Auf genügend konstanter Temperatur können die Versuchsobjekte leicht erhalten werden, indem man das Gefäß *a* in einen mit Wasser gefüllten Cylinder (*s*) setzt und die Wassertemperatur konstant erhält.[1]) Auf diese Temperatur wird auch die den Pflanzen zuströmende Luft gebracht, während sie die gleichfalls vom Wasser umgebene Zuleitungsröhre *b* passirt. Lag die Versuchstemperatur wesentlich über oder unter der Zimmerwärme, so wurde auch noch das Rohr *d* in Wasser von der Versuchstemperatur eingestellt. In diesen Fällen ändert sich natürlich die Temperatur des Gases während ihres Durchganges durch die Barytröhren, doch hat der hieraus entspringende Fehler, wie Ueberlegung und empirische Erfahrung übereinstimmend ergeben, keine ins Gewicht fallende Bedeutung. Da während einer vergleichenden Versuchsreihe die Temperatur konstant erhalten wurde, so brauchen die aus einer Temperaturänderung entspringenden Fehlerquellen hier nicht beleuchtet zu werden.[2])

Soweit nichts anderes bemerkt, waren die Versuchsobjekte verdunkelt, indem das Gefäß *a* mit schwarzem Tuch oder schwarzem Papier umwickelt war. Bei Verwendung chlorophyllführender Pflanzentheile wurde auch noch das Wassergefäß mit schwarzem Zeug umgeben, um einen vollständigen Lichtabschluss zu erzielen.

Natürlich kommt es auf guten Schluss des Apparates an, der aber in genügender Weise zu erreichen ist, wenn man aufs beste eingeschliffene Glashähne, sowie gute Kautschuckkorke anwendet und dafür Sorge trägt, dass die gefetteten Kautschuckschläuche fest anliegen und die Glasröhren innerhalb derselben aneinander stoßen. Von dem guten Schlusse überzeugt man sich dadurch, dass nach einiger Zeit der Wasserablauf bei *p* ganz aufhört, wenn Communication bis *g* hergestellt ist. Diese Probe wurde auch dann noch vollkommen ausgehalten, als durch Verlängerung des Ablaufrohres (bei *p*) die Saugkraft auf das Dreifache gesteigert war. Unter solchen Umständen nahm man davon Abstand, die ursprüngliche Absicht, alle Schlüsse unter Wasser zu bringen, auszuführen.

Uebrigens würden ganz geringe Mengen von Sauerstoff, mögen sie nun aus dem Wasserstoff stammen oder anderweitig hinzugetreten sein, bei Anwendung größerer Mengen von Pflanzen die in der intramolekularen Athmung producirte Kohlensäure allenfalls etwas steigern, ohne indess das Re-

---

1) Faktisch ist die Temperatur der Keimpflanzen vermöge ihrer Eigenwärme etwas höher als die Temperatur des im Gefäß enthaltenen Wassers, doch beeinträchtigt ein konstanter Temperaturüberschuss den Werth unserer Resultate nicht in wesentlicher Weise.

2) Beiläufig sei hier bemerkt, dass kräftige Erschütterung des Gefäßes *a* keinen Einfluss auf die im Versuche gefundene Kohlensäure hatte.

sultat im Wesentlichen zu modificiren und ohne Einfluss auf die später mitzutheilenden allgemeinen Versuchsergebnisse auszuüben. Auch die sogleich in den ersten Experimenten gewonnenen Erfahrungen gaben Veranlassung, auf einen noch peinlicheren Ausschluss von Sauerstoff Verzicht zu leisten. Jedenfalls war aber der Ausschluss von Sauerstoff sehr vollkommen, denn mittelst Phosphor ließ sich keine Spur von Sauerstoff in dem Wasserstoffgase erkennen, das, während das Gefäß *a* keine Pflanzen enthielt, den Apparat passirte und bei *u* aufgefangen wurde.

Die schon bezeichneten Gefäße wurden zumeist mit den Untersuchungsobjekten locker angefüllt, um eine schon in kürzerer Zeit sicher bestimmbare Kohlensäuremenge zu erhalten und um die Fehler möglichst zurückzudrängen, welche aus der Beimischung einer Spur Sauerstoff bei den in Wasserstoff angestellten Experimenten entspringen können.

Da die Pflanzen stets angefeuchtet in das Gefäß kamen, so befanden sie sich nicht nur fortwährend in dampfgesättigter Luft, sondern bewahrten auch ihren Turgor vollständig, selbst wenn die Experimente auf 12 und mehr Stunden ausgedehnt wurden.

Der Luftwechsel war selbst bei intensiver Athmung reichlich genug, um stets eine genügende Menge von Sauerstoff zu bieten und eine schädliche Anhäufung von Kohlensäure zu verhindern. Denn selbst wenn 30 ccm Kohlensäure (= 59 mg) in der Stunde in das Barytwasser geführt werden, enthält die aus dem Gefäße *a* austretende Luft nur 1 Volumprocent Kohlensäure. Dem entsprechend ist auch der Sauerstoffgehalt nur wenig gemindert, und dass dieses Gas genugsam geboten ist, lehren ferner die später mitzutheilenden Versuche, aus denen hervorgeht, dass in sauerstoffarmen Gasgemischen die normale Athmung noch nicht gestört ist.

Das während des Aufenthalts in Luft fortschreitende Wachsen der Pflanze bedingt im Allgemeinen eine Zunahme der Athmung, die indess erst bei längerer Dauer des Versuches merklich wird und bei Vergleich zweier unmittelbar aufeinanderfolgenden Stunden nicht oder kaum hervortritt.

Der analytische Theil, die Absorption und die Bestimmung der Kohlensäure, bietet eine für unsere Zwecke reichliche Genauigkeit. Die Absorption ist, selbst bei Anwendung von $^1/_2$ und $^1/_3$ gesättigtem Barytwasser stets ganz vollständig, wenn man das Gas in kleinen Blasen die Röhren *l* oder *l'* passiren lässt, und letzteres ist leicht durch entsprechende Gestaltung der Ausströmungsöffnung an den in das Barytwasser hineinragenden Glasröhrchen zu erreichen.

Die Absorptionsflüssigkeit kam dann in wohlverschlossene Cylindergläser und nach dem Absetzen wurden von der überstehenden klaren Flüssigkeit entweder zweimal 30 oder einmal 50 ccm zum Titriren abgehoben. Dieses geschah, nach dem Vorgang Pettenkofer's [1]), mit einer Oxalsäure-

1) L. c. p. 257.

lösung, die 2,8636 g krystallisirte Säure im Liter enthält und von der 1 ccm einem Milligramm Kohlensäure entspricht. Unter Verwendung von Rosolsäure [1]) als Indikator fällt die Kohlensäurebestimmung bis auf $^1/_{10}$ mg genau aus, ein Fehler, der verdreifacht immer noch geringer ist, als die aus anderen Gründen entspringenden Fehlergrößen. Aus den von Pettenkofer [2]) erörterten Gründen war dem zur Absorption dienenden Barytwasser stets etwas Chlorbarium zugesetzt.

Die Methode gewährt den bedeutenden Vortheil, die mit und ohne Sauerstoff gebildete Kohlensäure vergleichend an denselben Objekten untersuchen zu können und also von den individuellen Differenzen unabhängig zu sein, welche bei Verwendung von verschiedenem Material unvermeidlich sind. Auch ist beim Uebergang von Luft in Wasserstoff, oder umgekehrt, wenn auch nicht sogleich, so doch bald nachher die Kohlensäureproduktion festzustellen. Denn nachdem die Luft durch wiederholtes Evakuiren in etwa 10 Minuten verdrängt und während einer halben Stunde ein konstanter Wasserstoffstrom durch den Apparat geleitet ist, wird in der folgenden Zeit die Kohlensäurebildung richtig angezeigt. Diese lässt sich schon für eine Viertelstunde bestimmen, ist aber meist für halbe oder ganze Stunden ermittelt worden. In den Versuchsresultaten ist auch die in dem ersten Zeitabschnitt nach Beginn der Versuche oder nach der Verdrängung des Sauerstoffs durch Wasserstoff (resp. umgekehrt) gefundene Kohlensäure mitgetheilt. Diesem für diese erste halbe oder ganze Stunde verzeichneten Werthe ist natürlich keine Bedeutung beizumessen und es ist zufällig, wenn er mit den folgenden Werthen übereinstimmt. Häufiger fällt in dem ersten Zeitabschnitt die Kohlensäuremenge geringer aus, wenn evakuirt wird, oder größer, wenn die Luft in *a* sich mit Kohlensäure bereichern konnte, während kein Gasstrom über die Versuchspflanzen geleitet wurde.

Die individuellen Fehler sind, neben anderen Fehlern, nicht in Wortmann's [3]) Untersuchungen vermieden, in welchen die im Vakuum ausgeschiedene Kohlensäure bestimmt und mit der von anderen Individuen in normaler Athmung erzeugten Kohlensäure verglichen wurde.

Nach vollkommenerer Methode arbeitete Möller [4]), dessen Untersuchungen die von Wilson erhaltenen Resultate bestätigten. In der einen Versuchsanstellung wurde, wie in der oben beschriebenen, ein Strom von Luft oder Wasserstoff über die Pflanzen geleitet und die von dem Gasstrom mitgeführte Kohlensäure nach der Absorption in Kalilauge bestimmt. Möller arbeitete aber gleichzeitig mit 2 gleichartigen Pflanzenportionen, deren normale Athmung zunächst ermittelt wurde, worauf die eine Portion

1) Ein im allgemeinen noch besserer Indikator ist Phenolphtalein, das in anderen Versuchen im hiesigen Institute verwandt wurde.

2) L. c. p. 259.

3) Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1880, Bd. II, p. 540.

4) Bericht. d. botan. Gesellschaft 1884, II, p. 307.

in den Wasserstoffstrom kam, während die gleichzeitig fortdauernde, normale Athmung der anderen Portionen zur Kontrole diente, um nach der veränderten Kohlensäureproduktion dieser die aus Temperatur u. s. w. entspringenden Fehler für die intramolekulare Athmung zu korrigiren. Nach dieser Methode kann allerdings ein gutes Resultat erhalten werden, doch ist es auch sehr wohl möglich, nach dem oben beschriebenen Vorgehen, die äußeren Bedingungen konstant für mehrere Stunden zu erhalten, und dieserhalb ist eine Kontrole durch einen Parallelversuch nicht nothwendig. Nach dem Aufenthalt in Wasserstoff ist ferner aus dem Resultat der wieder hergestellten normalen Athmung zu ersehen, ob die Sauerstoffentziehung einen nachtheiligen Einfluss ausübte.

In der anderen Versuchsmethode Möller's, welche dieser selbst als weniger geeignet für diese Zwecke kennzeichnet, befanden sich zwei gleichartige Pflanzenportionen in einem begrenzten Luftvolumen. Zunächst wurde für beide die normale Athmungsthätigkeit nach dem Sauerstoffkonsum bestimmt, d. h. durch die Volumverminderung, welche eintrat, während die producirte Kohlensäure durch Kalilauge absorbirt wurde. Dann kam die eine Pflanzenportion in Stickoxydul und aus der Volumzunahme wurde die in der intramolekularen Athmung producirte Kohlensäure ermittelt. Dabei diente wieder die gleichzeitig normal fortathmende Portion in der oben angedeuteten Weise zur Kontrole und Korrektur. Hinsichtlich der in dieser Methode durch Absorption entstehenden Fehler ist Möller's Arbeit zu vergleichen.

2. Experimentelle Belege.

1. Vicia faba.

Die Keimpflanzen haben 5 bis 10 cm lange Wurzeln und nehmen ein Volumen von 180 ccm ein. Zunächst wird die Athmung bei 6° C. und gleich darauf an demselben Tage die Athmung bei 32° C. bestimmt. Zur Verdrängung von Luft durch Wasserstoff wird dreimal evakuirt.

In diesen, wie in den folgenden Versuchen ist, sofern nichts anderes bemerkt, der Versuch ununterbrochen fortgeführt, und die Zahlen geben also in Milligramm die in den unmittelbar aufeinanderfolgenden Zeitabschnitten gebildete Kohlensäure an. Natürlich ist hierbei während des Wechsels zwischen Luft- und Wasserstoffstrom, oder umgekehrt, die Kohlensäurebestimmung während 5 bis 10 Minuten ausgefallen.

a. Bei 6° C.

I. Im Luftstrom	1. ½ Stunde	8,1 mg CO_2	
	2. » »	7,2 » »	Mittel 7,6
	3. » »	8,1 » »	
II. Im Wasserstoffstrom	4. ½ Stunde	8,1 » »	
	5. » »	7,8 » »	Mittel 7,7
	6. » »	7,5 » »	
III. Im Luftstrom	7. ½ Stunde	7,5 » »	
	8. » »	7,8 » »	Mittel 7,9
	9. » »	8,1 » »	

b. Bei 32° C.

I. Im Luftstrom	1. ½ Stunde	32,1	
	2. » »	36,6	Mittel 35,7
	3. » »	34,8	
II. Im Wasserstoffstrom	4. ½ Stunde	31,0	
	5. » »	35,2	Mittel 34,4
	6. » »	33,6	
III. Im Luftstrom.	7. ½ Stunde	24,0	
	8. » »	26,6	Mittel 29,9
	9. » »	33,3	

Wird die erste halbe Stunde nach Beginn des Versuches nicht berücksichtigt, so ergiebt sich nach den Mittelwerthen folgendes Verhältnis zwischen normaler (N) und intramolekularer (J) Athmung:

Für a. $\frac{J}{N} = 0{,}994$

Für b. $\frac{J}{N} = 1{,}094$

---

2. Vicia faba.

Junge Keimpflanzen, deren Volumen = 150 ccm. Temperatur 7° C. Vor der Zuführung des Wasserstoffs wurde evakuirt.

I. Luft	1. ½ Stunde	9,1 mg CO_2	
	2. » »	6,3 » »	6,3
II. Wasserstoff	3. ½ Stunde	5,6 » »	
	4. » »	5,1 » »	5,1

III. Luft
5. $^1/_2$ Stunde 9,2 mg CO_2
6. » » 6,0 » » 6,0

$$\frac{J}{N} = 0{,}829$$

---

3. Vicia faba.

Keimlinge mit $^1/_2$ bis 1 cm langen Wurzeln; zusammen = 175 ccm. Temperatur 23° C.

Bei Beginn und bei jedem Wechsel wurde evakuirt.

I. Luft
1. $^1/_2$ Stunde 9,8 mg CO_2
2. » » 12,1 » » 12,1

II. Wasserstoff
3. $^1/_2$ Stunde 10,1 » »
4. » » 14,9 » » 14,9

III. Luft
5. $^1/_2$ Stunde 9,4 » »
6. » » 12,8 » » 12,8

$$\frac{J}{N} = 1{,}197$$

---

4. Vicia faba.

150 im Dunkeln entwickelte Keimlinge mit 5 bis 10 mm langen Wurzeln. Temperatur 23° C. Beim Übergang zum Wasserstoff dreimal ausgepumpt.

I. In Luft
1. Stunde 38,2 mg CO_2
2. » 38,3 » »
3. » 38,3 » »
4. » 37,8 » »
} Mittel 38,1

II. In Wasserstoff
5. Stunde 36,1 » »
6. » 31,1 » »
7. » 28,4 » »
8. » 26,5 » »
9. » 25,7 » »
} Mittel 27,9

III. In Luft
10. Stunde 25,7 » »
11. » 27,4 » »
12. » 27,9 » »
} Mittel 27,6

Der Rückgang der Kohlensäureproduktion in diesem Experimente hängt offenbar zusammen mit irgend einer Schädigung der Pflanze während des mehrstündigen Aufenthaltes im Wasserstoffstrom.

5. Vicia faba.

Um die allmähliche Abnahme der Kohlensäurebildung bei Ausschluss von Sauerstoff zu erfahren, blieben die Pflanzen, nachdem die normale Athmung bestimmt war, ununterbrochen in einem Wasserstoffstrom.

Angewandt 150 junge Dunkelkeimlinge. Temperatur 23° C.

Normale Athmung.

Samstag	1. 6—7 Uhr Morgens	40,1	mg	CO_2
	Intramolekulare Athmung.			
	2. $7^1/_2$—$8^1/_2$ Uhr Abends	32,3	»	»
Sonntag	3. $7^1/_2$—$8^1/_2$ Uhr Morgens	28,3	»	»
Montag	4. 8—9 Uhr Morgens	23,3	»	»
	5. 6—7 Uhr Abends	21,1	»	»
Dienstag	6. $8^1/_2$—$9^1/_2$ Uhr Morgens	20,7	»	»

---

6. Triticum vulgare.

Volumen der Keimpflanzen 180 ccm. Die Würzelchen 5—10 mm lang. Temperatur 22° C.

Bei Beginn des Versuches wurde nicht, bei dem Übergang von I zu II und II zu III aber dreimal evakuirt.

I. Luft	1. $^1/_2$ Stunde	29,1	mg	CO_2		
	2. » »	23,7	»	»	}	Mittel 23,6
	3. » »	23,5	»	»		
II. Wasserstoff	4. » »	10,2	»	»		
	5. » »	11,1	»	»		Mittel 11,1
III. Luft	6. » »	17,9	»	»		
	7. » »	21,7	»	»		Mittel 21,7

Mittel für $\frac{J}{N} = 0{,}490$

---

7. Cucurbita pepo.

Keimpflanzen mit 2—5 cm langen Wurzeln. Volumen der Pflanzenmasse 160 ccm. Temperatur 22° C.

Bei Beginn des Versuches wurde nicht, dagegen beim ferneren Gaswechsel evakuirt.

I. Luft	1. $^1/_2$ Stunde	10,5	mg	CO_2		
	2. » »	5,7	»	»	}	5,7
	3. » »	5,7	»	»		

II. Wasserstoff	4.	½ Stunde	2,1	mg CO_2	
	5.	» »	2,1	» »	2,1
III. Luft	6.	» »	4,5	» »	
	7.	» »	6,3	» »	6,3

Mittel für $\frac{J}{N} = 0{,}350$.

---

8. Cucurbita pepo.

150 ccm Keimpflanzen.

Nach Bestimmung der in Luft gebildeten Kohlensäure werden die Pflanzen wie in Versuch 5 im Wasserstoffstrom gehalten und zeitweise wird eine Kohlensäurebestimmung vorgenommen. Am Schlusse der Versuche wird nochmals ein Luftstrom hindurchgeführt und, nach Herstellung von Konstanz, sogleich die in der wieder eingeleiteten normalen Athmung producirte Kohlensäure bestimmt.

Die Temperatur wird jedesmal einige Zeit vor einer Kohlensäurebestimmung auf 22° C. gebracht und variirte in der Zwischenzeit nur wenig.

	In Luft			
Sonntag	8—8½ Uhr Morgens	18,3	mg	CO_2
	In Wasserstoff			
	9—9½ Uhr Morgens	7,4	»	»
	8 U. 10′—8 U. 40′ Abends	6,1	»	»
Montag	9 U. 30′—10 U. Morgens	5,0	»	»
	6 U. 10′—6 U. 40′ Abends	4,5	»	»
Dienstag	10 U. —10 U. 30′ Morgens	2,1	»	»
	10 U. 30′—11 U. »	1,8	»	»
	Wasserstoff durch Luft ersetzt			
	11 U. 30′—12 U. Morgens	4,3	»	»
	5 U. 30′—6 U. Abends	7,6	»	»

---

9. Sinapis alba.

Volumen der Keimpflänzchen 165 ccm. Die Würzelchen sind 1 bis 3 mm lang. Temperatur 22° C.

Die Luft wird bei Beginn nicht, wohl aber beim Gaswechsel evakuirt.

I. Luft	1.	½ Stunde	20,7	mg	CO_2	
	2.	» »	18,9	»	»	18,3
	3.	» »	17,7	»	»	
II. Wasserstoff	4.	» »	4,5	»	»	
	5.	» »	3,0	»	»	3,4
	6.	» »	3,9	»	»	

III. Luft	7.	½ Stunde	21,3 mg	CO_2	
	8.	»	20,1	»	20,1

Mittel von $\frac{J}{N} = 0{,}177$

---

10. Sinapis alba.

Volumen der Keimlinge 180 ccm. Wurzeln 5—10 mm lang. Temperatur 22° C. — Ausführung wie in vorigem Versuche.

I. Luft	1.	½ Stunde	42,9 mg	CO_2	
	2.	»	32,4	»	} 33,0
	3.	»	33,6	»	
II. Wasserstoff	4.	»	7,8	»	
	5.	»	6,0	»	6,0
III. Luft	6.	»	33,9	»	
	7.	»	33,3	»	33,3

Mittel von $\frac{J}{N} = 0{,}181$

---

11. Brassica napus.

Volumen der Keimlinge 170 ccm. Wurzeln 3—20 mm. Temperatur 22° C.

Luft vor jedem Versuchsabschnitte (I—III) evakuirt.

I. Luft	1.	½ Stunde	34,0 mg	CO_2	
	2.	»	30,9	»	} 31,5
	3.	»	32,2	»	
II. Wasserstoff	4.	»	8,2	»	
	5.	»	8,0	»	8,0
III. Luft	6.	»	27,7	»	
	7.	»	32,7	»	32,7

Mittel für $\frac{J}{N} = 0{,}249$

---

12. Cannabis sativa.

Volumen der Keimpflanzen 175 ccm. Wurzeln 1—5 mm lang. Temperatur 22° C.

Bei Beginn ist nicht evakuirt, wohl aber bei den ferneren Uebergängen.

I. Luft	1.	Stunde	46,3 mg	CO_2	
	2.	»	36,8	»	
	3.	»	35,9	»	} 35,8
	4.	»	34,7	»	

II. Wasserstoff	5. Stunde 15,1 mg CO_2		
	6. » 11,7 » »	} 12,0	
	7. » 12,4 » »		
III. Luft	8. » 30,1 » »		
	9. » 35,5 » »	35,5	
IV. Wasserstoff	10. » 15,9 » »		
	11. » 12,2 » »	12,2	

Mittel für $\frac{J}{N} = 0{,}339$

13. Helianthus annuus.

Volumen der Keimlinge 165 ccm. Wurzeln 10—20 mm lang. Temperatur 8° C.

Zu Anfang ist nicht evakuirt, wohl aber bei Beginn der folgenden Perioden.

I. Luft	1. $\frac{1}{2}$ Stunde 11,9 mg CO_2		
	2. » » 5,4 » »	} 10,4 pr. Stde.	
	3. » » 5,0 » »		
II. Wasserstoff	4. » » 4,0 » »		
	5. » » 4,0 » »	4,0 pr. Stde.	
III. Luft	6. » » 4,9 » »		
	7. » » 6,1 » »	12,2 pr. Stde.	

Mittel für $\frac{J}{N} = 0{,}354$

Nach Möller (l. c. p. 313) ergiebt sich für $\frac{J}{N} = \frac{62}{187{,}9} = 0{,}330$

14. Lupinus luteus.

Angewandt 160 ccm junger Keimlinge, deren Würzelchen 2—6 mm lang sind. Temperatur 22° C.

I. Luft	1. $\frac{1}{2}$ Stunde 5,7 mg CO_2	
	2. » » 6,6 » »	6,6
II. Wasserstoff	3. » » 1,5 » »	
	4. » » 1,5 » »	1,5
III. Luft	5. » » 3,9 » »	
	6. » » 5,7 » »	5,7

Mittel für $\frac{J}{N} = 0{,}244$

15. Heracleum giganteum.

Das Volumen der frisch eingesammelten unreifen Früchte beträgt 175 ccm. Temperatur 22° C.

Vor jedem Abschnitt ist evakuirt.

I. Luft	1.	½ Stunde	15,2 mg CO_2	
	2.	» »	14,2 » »	14,2
II. Wasserstoff	3.	» »	6,8 » »	
	4.	» »	5,6 » »	5,6
III. Luft	5.	» »	11,0 » »	
	6.	» »	12,7 » »	12,7

Mittel für $\frac{J}{N} = 0{,}416$

16. Abies excelsa.

Angewandt wurden junge frische Zweigspitzen im Volumen von 200 ccm. Das Licht war sorgfältigst abgehalten. Temperatur 22° C.

Nicht bei Beginn, wohl aber bei Beginn der folgenden Abschnitte evakuirt.

I. Luft	1.	½ Stunde	14,5 mg CO_2	
	2.	» »	9,7 » »	9,0
	3.	» »	8,4 » »	
II. Wasserstoff	4.	» »	2,8 » »	
	5.	» »	0,7 » »	0,7
III. Luft	6.	» »	5,7 » »	
	7.	» »	9,1 » »	9,1

Mittel für $\frac{J}{N} = 0{,}077$

17. Orobanche ramosa.

Pflanzen mit Blüthenständen, an denen einzelne Blüthen eben beginnen sich zu öffnen. Volumen des angewandten Materiales 300 ccm. Temperatur 24,5° C.

Vor jedem Versuchsabschnitt wurde evakuirt.

I. Luft	1.	½ Stunde	23,4 mg CO_2	
	2.	» »	20,7 » »	20,2
	3.	» »	19,8 » »	
II. Wasserstoff	4.	» »	16,7 » »	
	5.	» »	14,0 » »	13,5
	6.	» »	13,0 » »	

III. Luft	7.	½ Stunde	19,6 mg CO_2	21,8
	8.	» »	20,6 » »	
	9.	» »	23,0 » »	

Mittel für $\frac{J}{N} = 0{,}321$

---

18. Arum maculatum.

Es wurden 50 aufblühende Blüthenstände, einschließlich der Keule, jedoch ohne die Spatha verwandt. Temperatur 20° C.

Vor jedem Abschnitte wurde evakuirt.

I. Luft	1.	½ Stunde	24,0 mg CO_2	29,8
	2.	» »	26,3 » »	
	3.	» »	31,8 » »	
	4.	» »	31,2 » »	
II. Wasserstoff	5.	» »	18,3 » »	18,1
	6.	» »	18,0 » »	
	7.	» »	18,3 » »	
III. Luft	8.	» »	32,6 » »	29,1
	9.	» »	29,1 » »	

Mittel für $\frac{J}{N} = 0{,}615$

---

19. Ligustrum vulgare.

Angewandt wurden junge, noch wachsende beblätterte Sprosse in einer Länge von 30—50 mm, im Gesammtvolumen von 200 ccm. Temperatur 23° C.

Bei Beginn nicht, wohl aber bei Beginn der folgenden Abschnitte evakuirt.

I. Luft	1.	½ Stunde	8,4 mg CO_2	6,9
	2.	» »	6,9 » »	
	3.	» »	6,9 » »	
II. Wasserstoff	4.	» »	6,0 » »	6,0
	5.	» »	6,0 » »	
III. Luft	6.	» »	8,1 » »	7,8
	7.	» »	7,8 » »	

Mittel für $\frac{J}{N} = 0{,}816$

---

20. Lactarius piperatus.

Gespaltene jüngere Exemplare im Volumen von 250 ccm. Temperatur 23° C.

Vor jeder Periode ist evakuirt. Die Kohlensäurebestimmung begann immer erst, nachdem $^1/_2$ Stunde lang ein konstanter Gasstrom durch den Apparat geleitet worden war.

I. Luft	in	$1^1/_2$	Stunde	59,0 mg	CO_2
II. Wasserstoff	»	»	»	17,5 »	»
III. Luft	»	»	»	51,7 »	»

Mittel für $\frac{J}{N} = 0{,}316$

21. Hydnum repandum.

Zerschnittene jüngere Exemplare im Volumen von 200 ccm. Temperatur 22° C.

Ausführung sonst wie im Versuche Nr. 20.

I. Luft	in	$1^3/_4$	Stunde	17,9 mg	CO_2
II. Wasserstoff	»	»	»	5,0 »	»
III. Luft	»	»	»	21,1 »	»

Mittel für $\frac{J}{N} = 0{,}256$

22. Cantharellus cibarius.

Junge Exemplare, deren Volumen = 180 ccm, werden in einem Wasserstoffstrom gehalten und die sich bildende Kohlensäure wird vom Beginn des Versuches ab in den folgenden 6 Stunden bestimmt.

Temperatur 22° C.

1.	Stunde	10,9 mg	CO_2
2.	»	9,7 »	»
3.	»	8,5 »	»
4.	»	7,9 »	»
5.	»	7,9 »	»
6.	»	7,9 »	»

23. Cantharellus cibarius.

20 junge Pflanzen im Volumen von ungefähr 180 ccm unverletzt angewandt. Temperatur 26° C. Ausführung sonst wie im Versuch Nr. 20.

I. Luft	in				1	Stunde	16,2 mg CO_2
II. Wasserstoff	in	$^1/_2$	Stunde	5,6	in 1	Stunde	10,8 » »
	»	»	»	5,2			
III. Luft	in				1	Stunde	16,2 » »

Mittel für $\frac{J}{N} = 0{,}666$

24. Bierhefe.

Frische Bierhefe wird mit viel Wasser ausgewaschen, darauf mit 5 procentiger Milchzuckerlösung über Nacht stehen gelassen. Der Absatz kam dann in dünner Schicht über Fließpapier, das darauf in Quadrate von ungefähr 3 cm Seite zerschnitten wurde. Aus diesen Quadraten wurden Kugeln geformt, von denen ein Volumen von ungefähr 200 ccm ebenso zum Versuche diente, wie Keimpflanzen. Es wurde also die Athmung einer nicht gährthätigen Hefe bestimmt. Temperatur 22,5° C.

Zu Anfang wurde nicht evakuirt, wohl aber bei Beginn der folgenden Abschnitte.

I. Luft	1.	$^1/_2$ Stunde	45,3 mg CO_2	
	2.	» »	27,2 » »	26,3
	3.	» »	25,4 » »	
II. Wasserstoff	4.	» »	8,6 » »	
	5.	» »	7,7 » »	7,7
III. Luft	6.	» »	22,0 » »	
	7.	» »	23,4 » »	23,4

Mittel für $\frac{J}{N} = 0{,}310$

Mit diesem Versuche ist nicht bestimmt, wie sich die in Milchzucker entwickelte Hefe verhalten würde.

25.

Um zu erfahren, wie weit ungefähr der Partiärdruck des Sauerstoffs in der durchströmenden Luft herabgesetzt werden muss, um in unserer Versuchsanstellung merkliches Hervortreten von intramolekularer Athmung zu erzielen, wurde die Athmung der Keimlinge von Sonnenrosen vergleichend in gewöhnlicher Luft und in Gemischen von Wasserstoff und Luft untersucht. Dabei ergab sich gegenüber der Athmung in Luft kein merklicher Unterschied, als Gemische aus gleichen Theilen Luft und Wasserstoff, sowie aus $^1/_5$ Luft und $^4/_5$ Wasserstoff angewandt wurden. Dagegen trat intramolekulare Athmung, d. h. erhebliche Abnahme der producirten Kohlensäure ein, als das im Gasometer hergestellte Gemisch aus $^{19}/_{20}$ Wasserstoff und $^1/_{20}$ Luft bestand. Hier soll nur dieser Versuch mitgetheilt werden, in dem ein Volumen von 175 ccm Keimlinge der Sonnenrose benutzt wurde, deren Wurzeln 5—10 mm lang waren. Temperatur 24° C.

I. Luft	1.	$^1/_2$ Stunde	18,2 mg CO_2
	2.	» »	19,1 » »
II. $^1/_{20}$ Theil Luft mit $^{19}/_{20}$ Theilen Wasserstoff	3.	» »	14,8 » »
	4.	» »	12,1 » »
	5.	» »	12,1 » »

III. Luft { 6. ½ Stunde 14,9 mg CO_2
7. » » 17,8 » »

26. Übersicht der Werthe von $\frac{J}{N}$.

In den Versuchen 1—24 stellt sich $\frac{J}{N}$ folgendermaßen

Keimpflanzen.

Vers. 1	Vicia faba	0,994
		1,094
» 2	» »	0,829
» 3	» »	1,197
» 6	Triticum vulgare	0,490
» 7	Cucurbita pepo	0,350
» 9	Sinapis alba	0,177
» 10	» »	0,181
» 11	Brassica napus	0,249
» 12	Cannabis sativa	0,339
» 13	Helianthus annuus	0,354
» 14	Lupinus luteus	0,244

Anderweitige Objekte.

Vers. 15	Unreife Früchte von Heracleum giganteum	0,416
» 16	Beblätterte junge Zweige von Abies excelsa	0,077
» 17	Aufblühende Stengel von Orobanche ramosa	0,321
» 18	Blüthenstände von Arum maculatum . .	0,615
» 19	Beblätterte Zweige von Ligustrum vulgare	0,816
» 20	Lactarius piperatus	0,316
» 21	Hydnum repandum	0,256
» 23	Cantharellus cibarius	0,666
» 24	Bierhefe mit Milchzucker ernährt . .	0,310

3. Die intramolekulare Athmung.

Wie schon Wilson mittheilte,[1]) ergiebt sich als nächste Thatsache, dass bei verschiedenen Pflanzen ein ungleiches Verhältnis zwischen der in normaler und intramolekularer Athmung producirten Kohlensäure besteht, die Menge dieser aber der Regel nach geringer in der intramolekularen Athmung ausfällt. Annähernde Gleichheit der mit und ohne Sauerstoff erzeugten Kohlensäure bieten, außer den Keimpflanzen von Vicia faba,[2])

1) Flora 1882, p. 94.

2) Wenn mich meine Erinnerung nicht täuscht, verhalten sich die Keimpflanzen von Tetragonolobus purpureus ähnlich wie die von Vicia faba.

möglicherweise, nach Möller,[1]) die Keimlinge von Ricinus communis. Die Verallgemeinerung, welche Wortmann[2]) auf Grund seiner Versuche mit Keimlingen von Vicia faba — wie es scheint der einzigen näher geprüften Pflanze — machte, dass allgemein nach Sauerstoffabschluss ein gleiches Volumen Kohlensäure producirt werde, ist also nicht gerechtfertigt.

Setzt man die in der normalen Athmung erzeugte Kohlensäure = 1, so liegt die für gleiche Zeit in der intramolekularen Athmung producirte Kohlensäure nach den mitgetheilten Versuchen (vgl. Seite 656) für Keimpflanzen zwischen 0,177 (Sinapis alba) und 1 (Vicia faba)[3]); für die auf andere Pflanzen und Pflanzentheile sich beziehenden Versuche zwischen 0,077 (Abies excelsa) und 0,816 (Ligustrum vulgare). Auch Möller's Versuche zeigen in gleicher Weise, dass ein allgemeines bestimmtes Verhältnis zwischen der in normaler und intramolekularer Athmung erzeugten Kohlensäure nicht besteht, und stimmen zudem für die von Wilson benutzten Objekte mit den Ergebnissen dieses Forschers soweit überein, als erwartet werden kann. So ergiebt sich, die normale Athmung = 1 gesetzt, für die intramolekulare Athmung der Sonnenrose nach Wilson 0,354, nach Möller 0,330; der Lupine nach Wilson 0,244; nach Möller 0,369 und 0,686 und auch für Kürbis deuten die Möller'schen Versuche auf ein dem Wilson'schen Resultate ähnliches Verhältnis hin.

Wie verschiedene Pflanzenarten, werden gewiss auch verschiedene Entwickelungsstadien derselben Pflanze ein ungleiches Verhältnis zwischen normaler und intramolekularer Athmung ergeben. Diese Annahme fand auch in einzelnen vergleichenden Versuchen Wilson's ihre Bestätigung, für welche mir indess die Aufzeichnungen nicht zugegangen sind. Übrigens deutet auf solches Verhalten auch ein Versuch Möller's[4]) hin, in welchem das fragliche Verhältnis sich anders für Keimpflanzen von Mais gestaltete, nachdem diese einen Tag lang sich weiter entwickelt hatten. Auch ist noch nicht genügend untersucht, ob das Verhältnis J : N für alle Temperaturgrade immer gleich bleibt, was bei Vicia faba wenigstens näherungsweise für Temperaturen zwischen 6 und 32° C. zuzutreffen scheint. (Vgl. die Versuche Nr. 1—4.)[5])

Sehr beachtenswerth ist, dass sogleich mit der Sauerstoffentziehung sich diejenige Kohlensäureproduktion einstellt, welche sich in der nächsten Zeit konstant erhält, um weiterhin allmählich und dauernd abzunehmen.

---

1) Bericht. d. Botan. Gesellschaft 1884, II, p. 317.

2) Arbeit. des Botan. Instituts in Würzburg 1880, Bd. 2, p. 512.

3) Der bezügliche Quotient wurde zwischen 0,829 und 1,197 gefunden und der Mittelwerth aus den Versuchen 1, 2 und 3 ist 1,028.

4) L. c. p. 315. Für $\frac{J}{N}$ ergiebt sich 0,537 für den ersten und 0,649 für den zweiten Tag.

5) Eine Anzahl derartiger Versuche wurden von Wilson angestellt, doch scheinen die Versuchsnotizen verloren gegangen zu sein.

In dieser dauernden Abnahme ist offenbar eine durch die längere Sauerstoffentziehung herbeigeführte krankhafte, endlich zum Absterben führende Erscheinung gekennzeichnet, deren pathologischer Charakter auch dadurch dokumentirt wird, dass bei Wiederzufuhr von Sauerstoff weniger Kohlensäure gebildet wird, als vor der Sauerstoffentziehung in der normalen Athmung. Allmählich nimmt bei Luftzutritt die Kohlensäureproduktion der krankhaft afficirten Pflanzen zu, erreicht indess selbst in einigen Stunden nicht immer die ursprüngliche Athmungsintensität und, so weit ich beurtheilen kann, insbesondere dann nicht, wenn die Sauerstoffentziehung lange Zeit gedauert hatte.

Da aber in unseren Versuchen nach 1 bis $1^1/_2$ stündigem Aufenthalt in Wasserstoff mit Wiederzufuhr von Luft die Kohlensäureproduktion auf die frühere Größe sofort zurückgeht, so sind unsere Objekte durch diese kürzere Sauerstoffentziehung in ihrer Athmungsthätigkeit nicht geschädigt. Diese Erfahrung, im Vereine mit der Konstanz der Kohlensäureproduktion zunächst nach Entziehung des Sauerstoffs, lehrt, dass die intramolekulare Athmung nicht einer Absterbungserscheinung, sondern Prozessen entspringt, welche sich, unter Bewahrung der vollen Lebensenergie, in der lebenden Zelle sogleich einstellen, sobald der zur normalen Athmung nöthige Sauerstoff mangelt. Diese volle Lebensenergie wird freilich nur beschränkte Zeit bewahrt, weil die intramolekulare Athmung zur Erhaltung der zum Leben nöthigen Funktionen nicht ausreicht und dieserhalb bei verlängerter Sauerstoffentziehung endlich gänzliches Absterben erfolgt.

Das soeben gekennzeichnete Verhalten gilt sowohl für Vicia faba, als auch für Pflanzen, bei welchen der Quotient J : N kleiner als die Einheit ausfällt. Diese Relation wird also durch eine spezifische Eigenthümlichkeit und nicht etwa dadurch bedingt, dass die Kohlensäureproduktion nach Entziehung des Sauerstoffs schneller abnimmt als bei Vicia faba, denn wie bei dieser ist auch bei anderen Keimpflanzen für die nächste Zeit die erzeugte Kohlensäuremenge konstant. Übrigens ist bei fortgesetztem Aufenthalt in Wasserstoff die pathologische Abnahme der Kohlensäurebildung nicht schneller für Keimlinge von Cucurbita pepo (J : N = 0,35) als für Keimlinge von Vicia faba. In letzteren (Vers. 5) sank die intramolekular erzeugte Kohlensäure im Laufe von $25^1/_2$ Stunden von 40,1 auf 28,3 mg, während in Cucurbita (Vers. 8) in $24^1/_2$ Stunden die Kohlensäure von 7,4 auf 5 mg zurückging.

Mit Rücksicht auf die oben besprochenen Fragen kam es in der Versuchsanstellung darauf an, die Kohlensäure für kurze Zeitabschnitte und baldigst nach Entziehung des Sauerstoffs bestimmen zu können, und von diesen Gesichtspunkten wurde die Ausführung der Experimente geleitet. Die pathologische Verminderung der Kohlensäure bei verlängerter Sauerstoffentziehung näher zu verfolgen, lag nicht in Absicht, und so sind auch die Bedingungen nicht ermittelt, unter welchen diese pathologische Abnahme

beschleunigt oder verlangsamt wird. Es ist aber wohl nicht daran zu zweifeln, dass durch günstige Temperatur diese Kohlensäureabnahme beschleunigt wird, und so dürfte es unter Umständen geboten sein, die Versuche bei niedriger Temperatur anzustellen, um die krankhaften Folgen der Sauerstoffentziehung für längere Zeit auszuschließen.

In noch höherem Grade als in unseren Versuchen (diese ergaben als geringsten Werth für J : N 0,077 mit Blättern von Abies excelsa) wird mit Entziehung des Sauerstoffs die Kohlensäureproduktion in Schimmelpilzen vermindert. Aus den diesbezüglichen ausgedehnten Versuchen, welche Herr Diakonow im hiesigen Institute ausführte und die in Kürze veröffentlicht werden sollen, kann ich hier nur einige principiell wichtige Thatsachen vorläufig hervorheben. Insbesondere erwähne ich, dass mit Entziehung des Sauerstoffs eine mit Chinasäure [1]) und Pepton ernährte und bei Luftzutritt sehr intensiv athmende Cultur von Penicillium glaucum sogleich aufhört Kohlensäure zu bilden. Aehnlich verhalten sich unter den erwähnten Ernährungsbedingungen auch Aspergillus niger und Mucor stolonifer, die übrigens nach der Sauerstoffentziehung während kurzer Zeit sehr geringe Mengen von Kohlensäure zu bilden scheinen.

Ist dagegen Glykose mit Pepton als Nahrung geboten, so entwickelt im sauerstofffreien Raume Mucor stolonifer reichlich Kohlensäure. Diese wird unter gleichen Bedingungen in viel geringerer Menge von Aspergillus niger und in relativ sehr geringer Menge von Penicillium glaucum [2]) gebildet. Dauert die Sauerstoffentziehung nicht zu lange, so kann mit erneuertem Luftzutritt die normale Athmung auch in Penicillium in annähernd früherer Intensität hergestellt werden. Bei etwas verlängerter Sauerstoffentziehung ist dieses aber nicht der Fall, da Penicillium auch in den Zuckerkulturen verhältnismäßig schnell bei Sauerstoffentziehung abstirbt. Mit Chinasäure ernährt, erfolgt das Absterben bei Entziehung von Sauerstoff noch weit schneller und in Folge dieses reicht eine einstündige Sauerstoffentziehung hin, um bei Wiederzufuhr von Sauerstoff eine im Verhältnis zur früheren normalen Athmung geringe Kohlensäureproduktion zu liefern. [3])

Immerhin lieferte das mit Chinasäure ernährte Penicillium nach kurzem Aufenthalt in Wasserstoff nach Sauerstoffzufuhr wieder erhebliche Mengen von Kohlensäure, und da während des Aufenthaltes in Wasserstoff [4]) Kohlensäure nicht oder jedenfalls in verschwindender Menge producirt wurde, so ist erwiesen, dass Penicillium unter den genannten Ernährungsbedingungen keine oder wenigstens nur eine verschwindende intramolekulare Athmungs-

1) Abgesehen von Zucker ergiebt sich ein gleiches Resultat mit anderen Nährstoffen.

2) Die intramolekular erzeugte Kohlensäure beträgt nur wenige Procent der in normaler Athmung gebildeten.

3) Über das analoge Verhalten anderer Schimmelpilze wird die ausführliche Arbeit von Diakonow berichten.

4) Zu gleichem Resultate führten Versuche in Stickstoff.

thätigkeit entwickelt.[1]) Mit dem Mangel dieser dürfte aber das schnelle Absterben von Penicillium im sauerstofffreien Raume zusammenhängen, denn mit der geringen Kohlensäureproduktion, welche bei Zucker als Nahrung sich einstellt, ist auch die Resistenz von Penicillium bei Mangel von Sauerstoff erheblich gesteigert. Hiernach gewinnt aber einige Wahrscheinlichkeit die Annahme, dass die intramolekulare Athmung allgemein für Erhaltung des Lebens im sauerstofffreien Raume von Bedeutung ist. Diese Hypothese bedarf freilich noch näherer Prüfung und ich vermag nicht sicher zu sagen, ob z. B. die Lebensdauer phanerogamischer Pflanzen mit der relativen Ausgiebigkeit der intramolekularen Athmung in Beziehung steht. Ich gehe an dieser Stelle auf diese in vieler Hinsicht interessante Frage nicht ein und bemerke nur noch, dass es für unsere späteren Schlussfolgerungen ohne wesentlichen Belang ist, wenn man die Kohlensäureproduktion des mit Zucker ernährten Penicillium als einen Gährungsvorgang bezeichnen will. Denn in der Gährung haben wir — wovon späterhin zu reden — überhaupt nur einen mit der intramolekularen Athmung genetisch verknüpften Vorgang anzusprechen und die Fähigkeit mancher Organismen, bei geeigneter Gährthätigkeit ohne Sauerstoff leben und sich vermehren zu können, kann wohl zu Gunsten der Hypothese angeführt werden, dass die intramolekulare Athmung zur Unterhaltung des Lebens im sauerstofffreien Raume beiträgt, wenn auch unter diesen Bedingungen die Gesammtheit der zur vollen Lebensthätigkeit nöthigen Funktionen nicht vollzogen wird und schon dieserhalb die Fortdauer des Lebens eine begrenzte sein muss.

Die Fähigkeit von Penicillium, nur bei Anwesenheit von vergährungsfähigem Zucker intramolekulare Athmungsthätigkeit zu entwickeln, ist eine beachtenswerthe Thatsache, durch welche um so mehr diese intramolekulare Athmungsthätigkeit als ein der Alkoholgährung analoger Vorgang gekennzeichnet wird, denn auch die Sprosspilze vermögen bekanntlich nur gewisse Zuckerarten unter Produktion von Alkohol und Kohlensäure zu zerspalten. Dieser Abhängigkeit der intramolekularen Athmung von der Qualität des Nährmateriales halber bildet eine mit Chinasäure und Pepton ernährte Cultur bei Ausschluss von Sauerstoff keine Kohlensäure, obgleich bei Zutritt von Luft sehr üppiges Wachsthum und sehr energische Athmung stattfindet. Aus solchem Mangel intramolekularer Athmung folgt zugleich, dass die bei solcher Ernährung (übrigens auch andrer Ernährung) in den

1) Auch Wasserstoff liefert das Mannit führende Penicillium nicht, da die Produktion jenes von der intramolekularen Athmungsthätigkeit abhängt. Zu den Mannit führenden Pflanzen zählen unter anderen Cantharellus cibarius und Liguster, welche beide nach Müntz, resp. de Luca Wasserstoff bei Ausschluss von Sauerstoff bilden, aber auch, wie die vorn mitgetheilten Versuche lehren, unter diesen Bedingungen Kohlensäure produciren. Vergl. Pfeffer, Physiologie, Bd. I, p. 362 und Müntz in Boussingault, Agron., Chim. agricole et Physiologie 1878, Bd. 6, p. 215, 217, 224.

Zellen assimilirten und anderweitig angehäuften Stoffe bei Ausschluss von Sauerstoff keiner Kohlensäure liefernden Zerspaltung anheimfallen. Dabei sind übrigens die Zellen reich an Material, welches in normaler Athmung verarbeitet werden kann. Es ergab sich nämlich in Versuchen Diakonow's, dass nach vollständigem Auswaschen der Nährlösung Penicillium im Luftstrom während einiger Stunden auf Kosten des innerhalb der Zellen vorhandenen Materiales allerdings mit verminderter Intensität fortathmete.

Mangel an Nährmaterial im Allgemeinen ist auch bei Phanerogamen nicht die Ursache der im Verhältnis zur normalen Athmung spezifisch verschieden ausgiebigen intramolekularen Athmung. Denn alle jüngeren Keimpflanzen enthalten reichlich Reservestoffe und im Dunklen, also ohne Nahrungszufuhr, athmen z. B. Zweige von Liguster und Tanne (oder auch Hutpilze u. s. w.) bei Luftzutritt mit gleicher Intensität längere Zeit fort, ehe Nahrungsmangel eine Abnahme der Kohlensäureproduktion herbeiführt. Ferner kehrt nach einer auf nicht zu lange Zeit ausgedehnten Sauerstoffentziehung bei Luftzutritt die normale Athmung in früherer Intensität sogleich zurück und damit ist ebenfalls gezeigt, dass nicht ein Mangel von Nährmaterial im Allgemeinen die Ursache der spezifisch verschiedenen intramolekularen Athmungsthätigkeit ist.

Die Qualität des jeweils zur Verarbeitung in der lebenden Zelle gebotenen Materiales ist zweifellos auch in Phanerogamen ein in der intramolekularen Athmung wesentlich mitbestimmender Faktor. Indess ist in dieser Hinsicht aus den derzeitigen empirischen Erfahrungen keine tiefere Einsicht zu gewinnen und es lässt sich insbesondere nicht entscheiden, ob vielleicht in höheren Pflanzen nur vergährungsfähige Zuckerarten in der intramolekularen Athmungsthätigkeit verarbeitbar sind. Solches könnte selbst dann noch zutreffen, wenn Glykose (von anderen Zuckerarten gilt gleiches) sich nicht in nachweisbarer Menge in einer Pflanze findet, da ein solches Zusammengreifen von Bildung und Verarbeitung denkbar ist, dass eine merkliche Ansammlung von Glykose nie eintritt. Dieses beachtet, ist kein weitergehender Schluss daraus zu ziehen, dass die intramolekulare Athmungsthätigkeit in keiner auffallenden Beziehung zu den in den Pflanzen nachweislich vorhandenen Nährmaterialien steht.

Nach den nackten empirischen Erfahrungen ist jedenfalls so viel zu sagen, dass die Ausgiebigkeit der intramolekularen Athmung nicht von den nachweislich in der Pflanze vorhandenen Stoffen abhängt. So besteht offenbar kein allgemeiner Unterschied zwischen den Stärke oder Oel als Reservestoff führenden Objekten. Denn wenn z. B. zufällig bei der stärkehaltigen Vicia faba der Quotient $J : N = 1$ ist, so scheint er sich doch (nach Möller) auch bei Ricinus der Einheit zu nähern, und dieser Quotient ist (nach Möller) z. B. für die Keimlinge von Buchweizen und Sonnenrose annähernd gleich, obgleich im Samen des Buchweizens Stärke, im Samen der Sonnenrose Oel als Reservematerial deponirt ist. Ferner richtet sich die intramolekulare

Athmung nicht nach dem Gehalt von Glykose in den Keimlingen. Denn Glykose enthalten z. B. sowohl die Keimpflanzen von Vicia faba, als die von Triticum vulgare, Helianthus annuus, Lupinus luteus u. s. w.,[1]) dagegen fehlt Glykose in den Keimlingen von Cannabis sativa,[2]) deren intramolekulare Athmung relativ ansehnlicher ist, als in den Keimpflanzen von Lupinus luteus.

Bei der derzeitigen Sachlage muss also die relativ ungleiche intramolekulare Athmungsthätigkeit als eine spezifische Eigenthümlichkeit verschiedener Pflanzen hingenommen werden. Und wie auch fernerhin diese spezifische Differenz causal aufgeklärt werden mag, so viel geht jedenfalls aus den Thatsachen hervor, dass die in normaler Athmung erzeugte Kohlensäure nicht, oder wenigstens nicht in ihrer Totalität, einem mit Abschluss des Sauerstoffs fortdauernden Dissociationsprozesse entspringt.

Da auch aus anderen bekannten Eigenschaften die spezifische Differenz der intramolekularen Athmungsthätigkeit sich nicht erklären lässt, unterlasse ich eine weitere Diskussion. Beiläufig sei u. a. bemerkt, dass die ungleiche Relation zwischen intramolekularer und normaler Athmung sich nicht nach der Intensität der letzteren richtet. Ohne speziell auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen ergiebt sich dieses aus den mitgetheilten Experimenten. Denn sicherlich steht die Intensität der normalen Athmung nicht in einem dem Quotienten $J:N$ entsprechenden Verhältnis; ferner athmen die Zweige von Liguster und Rothtanne offenbar weniger intensiv, als die Blüthenstände von Arum maculatum, für welche der Quotient $J:N$ $(= 0{,}615)$ zwischen den für die beiden erstgenannten Pflanzen gefundenen Quotienten (0,077 und 0,816) liegt.

Es ist vielleicht nicht überflüssig zu bemerken, dass alle Erwägungen sich ausschließlich auf die Kohlensäureproduktion, nicht aber auf andere durch die Sauerstoffentziehung eingeleitete Modifikationen des Stoffwechsels beziehen. So ist u. a. auch erst durch besondere Untersuchungen zu entscheiden, ob die Produktion von Alkohol sogleich mit Einleitung der intramolekularen Athmung anhebt, oder erst weiterhin eintritt.

Nachdem die durch die empirischen Erfahrungen begründeten Schlussfolgerungen besprochen sind, ist es geboten an die Frage heranzutreten, in welcher Beziehung intramolekulare und normale Athmung stehen. Ist in dieser Hinsicht eine endgültige Entscheidung noch nicht zu treffen, so dürfte eine Beleuchtung dieser Frage doch um so mehr geboten sein, als die Behandlung dieses Themas, meines Erachtens, zumeist eine volle Würdigung der Sachlage vermissen lässt und einige Gesichtspunkte wenigstens sich aus den experimentell erwiesenen Thatsachen ergeben.

---

1) Die Belege finden sich in der in meiner Physiologie Bd. I, p. 342 citirten Literatur.

2) Detmer, Physiol. chemische Untersuchungen über Keimung ölhaltiger Samen, 1875. p. 40.

Abgesehen von allen Besonderheiten bieten sich zwei prinzipiell verschiedene Möglichkeiten, nämlich entweder führen die gleichen primären Ursachen, je nach der Anwesenheit oder dem Fehlen von Sauerstoff, zur normalen oder intramolekularen Athmung, oder eine solche in letzter Instanz causale Gemeinschaft besteht nicht. Im letzteren Falle wären also normale und intramolekulare Athmung der primären Ursache nach ganz verschieden, eine gegenseitige Abhängigkeit müsste aber dennoch bestehen und zwar in der Art, dass während der Sauerstoffathmung die zur intramolekularen Athmung führenden Dispositionen verhindert werden, in Aktion zu treten, diese aber sofort mit voller Energie aufnehmen, sobald der Sauerstoff ausgeschlossen ist. Diese Forderung ergiebt sich direkt aus der empirischen Erfahrung, und die Thatsache der mit Sauerstoffentziehung sogleich vollwerthigen Kohlensäureproduktion lehrt, wie schon bemerkt wurde, dass die intramolekulare Athmung eine Funktion des lebenskräftigen Organismus, nicht aber eine mit dem Absterben verknüpfte Erscheinung ist. Denn wäre letzteres der Fall, so müsste sogleich, mit dem fortschreitenden pathologischen Zustand, die Kohlensäurebildung abnehmen, während sie doch faktisch in der ersten Zeit konstant bleibt, und dann allmählich abnimmt, eine Abnahme, die als eine krankhafte Erscheinung auch dadurch dokumentirt wird, dass nun bei Wiederzufuhr von Sauerstoff eine verminderte, allmählich steigende normale Athmung beginnt.

Können wir nach diesen Erwägungen keiner Auffassung eine Berechtigung zugestehen, welche in der intramolekularen Athmung ein mit dem Absterben verknüpftes Symptom sieht, so ist doch damit die eine Alternative nicht ausgeschlossen, nach welcher normale und intramolekulare Athmung causal verschieden sind, letztere aber erst nach Sistirung des Sauerstoffzutritts in Aktion treten kann. Die Möglichkeit solcher Wechselwirkungen lässt sich nicht bestreiten, denn dem Prinzip nach bestehen derartige Beziehungen überall, wo im Gewebeverbande in Zellen potentielle Fähigkeiten unterdrückt sind, die z. B. nach Isolirung oder Lockerung des Verbandes zur Aktion kommen. Eine Illustrirung dieses an sich so interessanten Themas durch Beispiele würde mich hier zu weit führen und so beschränke ich mich mit einem sehr auffälligen Beispiele, nämlich mit dem Hinweis auf das von Nägeli[1]) entdeckte Faktum, dass gährungsthätige Hefe die Gährthätigkeit und das Wachsthum von Spaltpilzen unterdrückt, die ohne solche Hemmung in derselben Flüssigkeit gut gedeihen würden.

Welche der beiden Alternativen der Wahrheit entspricht, ist zur Zeit nicht sicher zu entscheiden. Immerhin wird man eher geneigt sein, normale und intramolekulare Athmung auf einheitliche primäre Ursache zurückzuführen, wenn so sämmtliche Thatsachen eine befriedigende Erklärung zu finden vermögen. Für diese Auffassung lässt sich vom teleologischen Ge-

1) Theorie der Gährung 1879. p. 76.

sichtspunkte aus auch wohl geltend machen, dass nicht einzusehen ist, warum in Phanerogamen, welchen in der Natur fast nie der Sauerstoff entzogen wird, eine besondere Funktion ausgebildet sein soll, welche, weil sie nur bei Sauerstoffmangel in Aktion treten kann, auch nur unter dieser Bedingung eine Bedeutung für die Pflanze haben könnte. Diese Bedenken bestehen nicht, wenn die primären inneren Ursachen der normalen Athmung bei Sauerstoffmangel zu intramolekularer Athmung führen, und die relativ ungleiche Ausgiebigkeit der letzteren findet unter solcher Voraussetzung, wie aus folgendem ersichtlich, ungezwungen ihre Erklärung.

Immerhin bleibt die Annahme, dass die gleichen primären Ursachen, je nach dem Zutritt oder Mangel von Sauerstoff, zur normalen oder intramolekularen Athmung führen, eine Hypothese. Unter Voraussetzung dieser Hypothese denke ich mir diesen genetischen Zusammenhang in allgemeinsten Zügen folgendermaßen: Dieselben primären Ursachen, welche in der normalen Athmung den oxydirenden Eingriff des Sauerstoffs veranlassen, machen bei Abwesenheit des freien Sauerstoffs fortgesetzt Sauerstoffaffinitäten geltend und bewirken hierdurch Umlagerungen, welche zuvor ganz oder theilweise nicht zu Stande kamen, Umlagerungen, aus welchen Kohlensäure, sowie die anderen Produkte der intramolekularen Athmung hervorgehen.

In solchem allgemeinen Rahmen gehalten, fordert obige Annahme also nur, dass in der lebendigen Zelle fortgesetzt Sauerstoffaffinitäten entwickelt werden, die (oder auch nur die zu ihnen führenden Prozesse) bei Ausschluss von Sauerstoff fortbestehen und vermöge ihrer Wirkung in einer spezifisch verschiedenen Weise Umsetzungen erzielen, welche ganz oder theilweise unterblieben, so lange der in genügendem Maße zugeführte freie Sauerstoff zur Befriedigung dieser Affinitäten ausreichte.

Was den ersten Theil obiger Voraussetzung, die Entwickelung von Sauerstoffaffinitäten, anbelangt, unterliegt es jedenfalls keinem Zweifel, dass der Eingriff des molekularen Sauerstoffs von den in der lebenden Zelle gebotenen Bedingungen abhängt, und nur nach Maßgabe dieser (es sei erlaubt schlechthin zu sagen nach Maßgabe der Sauerstoffaffinitäten) die Athmung fortschreitet, deren Ausgiebigkeit also von den in der Zelle fortdauernd hergestellten, den Eingriff des Sauerstoffs bedingenden Ursachen (Sauerstoffaffinitäten) regulirt wird. Diese Thatsache genügt für unsere allgemeinen Betrachtungen, für die es zunächst nicht von wesentlichem Belang ist, ob der in der Athmung sich abspielende oxydirende Eingriff des neutralen Sauerstoffs durch autoxydable Substanzen, durch Sauerstoffüberträger, durch Schwingungszustände im Protoplasma oder in anderer Weise bedingt ist. Eine tiefere Einsicht in die für die Athmung maßgebenden näheren Modalitäten ist ohnehin noch nicht gewonnen und mit Hinweis auf eine kurze Besprechung dieses Themas am Ende dieser Abhandlung begnüge ich mich hier um so mehr, nur von Sauerstoffaffinitäten als Ursache

der Athmung zu sprechen, um meine Betrachtungen unabhängig zu stellen von einer bestimmten Hypothese über die Ursache der Sauerstoffathmung.

Unsere Hypothese nimmt dann weiter an, dass diese Sauerstoffaffinitäten unter normalen Verhältnissen ihre volle Befriedigung durch den in die lebendige Zelle eindringenden Sauerstoff finden, mit dem Fehlen dieses aber zu Umlagerungen führen, welche zuvor unterblieben, weil, nach Maßgabe der größeren Verwandtschaft, der molekulare Sauerstoff die entwickelten Affinitäten fortwährend und vollständig sättigte. Auch hier halte ich mich in diesem allgemeinsten Rahmen, da sich doch nicht sagen lässt, wie sich thatsächlich diese Prozesse abspielen, und ein Ausmalen verschiedener Möglichkeiten, welches für den nach Angriffspunkten suchenden Forscher bedeutungsvoll ist, für die allgemeine Entwickelung unserer Theorie von keinem Belang sein würde. Die Bemerkung will ich indess nicht unterlassen, dass es sich in der intramolekularen Athmung nicht schlechthin um Entziehung des Sauerstoffs aus Verbindungen handeln dürfte, dass vielmehr wahrscheinlich verwickeltere Prozesse von Umlagerungen und Wechselwirkungen eingeleitet werden, die nur in letzter Instanz auf die gleiche primäre Ursache zurückführen, welche bei Gegenwart von molekularem Sauerstoff die normale Athmung veranlasst.[1])

Unter den gekennzeichneten Umständen würde, selbst bei völliger Identität der primären Ursachen, ein spezifischer Unterschied hinsichtlich der intramolekularen Athmung möglich sein. Denn die Kohlensäureproduktion bei Ausschluss von Sauerstoff hängt von den eingeleiteten Wechselwirkungen ab, welche je nach den besonderen, in einer Zelle gebotenen Verhältnissen, z. B. schon je nach dem in Wechselwirkung tretenden Materiale, verschieden ausfallen können. Hiernach ist es wohl verständlich, warum verschiedene Pflanzen bei Sauerstoffausschluss eine im Verhältnis zur normalen Athmung ungleiche Menge Kohlensäure produciren, und die relativ nur wenig Kohlensäure bildenden Pflanzen führen ungezwungen zu dem gänzlichen Ausbleiben der Kohlensäureproduktion im sauerstofffreien

---

1) Der einfachste und für Exemplifikation durch aus der Chemie entnommene Beispiele geeignete Fall wäre der, dass ein reducirbarer Körper erst dann durch einen gleichzeitig vorhandenen oxydablen Körper reducirt wird, wenn dieser nicht durch molekularen Sauerstoff oxydirt wird. Es ist aber hierbei wohl zu bedenken, dass, um den in der Pflanze gebotenen Verhältnissen gerecht zu werden, der oxydable Körper in jedem Augenblicke nur in so geringer Menge vorhanden (resp. gebildet) sein darf, dass der gebotene molekulare Sauerstoff jederzeit zur sofortigen Oxydation ausreicht. In physiologischer Hinsicht ist es voraussichtlich sehr verbreitet, dass ein leichter verarbeitbarer Stoff einen andern vor der Verarbeitung schützen kann, dass also z. B. ein Stoffwechselprozess einen anderen nicht aufkommen lässt, der gleichfalls befähigt ist, die Pflanze zu ernähren. Dahin gehört, dass Schimmelpilze, wie Pasteur (Compt. rend. 1860, Bd. 51, p. 298) nachwies, bei Ernährung mit Traubensäure zunächst die optisch rechts drehende Weinsäure verbrauchen. Ferner fallen bekanntlich bei Nährstoffmangel Stoffe der Verarbeitung anheim, die andernfalls in diesen Stoffwechsel nicht gezogen wären.

Raume, ein Fall, der in Penicillium realisirt ist, einem Pilze, welcher bei Zufuhr von Sauerstoff sehr ausgiebig athmet, in dem also energische Sauerstoffaffinitäten bestehen.

Mag nun die Sauerstoffaffinität wie immer entwickelt werden, jedenfalls ist in Penicillium nicht ein Kohlensäure abspaltender Dissociationsprozess die primäre Ursache der Athmung, alle Kohlensäure entsteht vielmehr in der normalen Athmung aus dem oxydirenden Eingriff des Sauerstoffs. Gilt das gleiche für alle Pflanzen, so geht die gesammte in diesen bei intramolekularer Athmung producirte Kohlensäure aus den erst mit der Sauerstoffentziehung eingeleiteten Wechselwirkungen hervor. Da dieses sehr wohl möglich ist, wird man diese Annahme zunächst für wahrscheinlich halten, ohne sie als erwiesen ansehen zu müssen. Denn Identität der primären Ursachen der Athmung in allen Pflanzen lässt sich nicht behaupten und, wenn spezifische Differenzen bestehen sollten, könnte sich den in Penicillium gebotenen Verhältnissen in anderen Objekten ein Kohlensäure abspaltender Dissociationsprozess als eine mitwirkende Ursache zugesellen. Auf spezifische Unterschiede hinsichtlich der primären Ursache der Athmung lassen vielleicht einige Verhältnisse schließen, welche bei Besprechung von Godlewski's Einwänden gegen den von uns vertretenen genetischen Zusammenhang von normaler und intramolekularer Athmung Erwähnung finden werden.

Verschiedener Erfolg bei Sauerstoffabschluss ist übrigens, wie schon angedeutet, auch denkbar bei voller Identität der zur Athmung führenden primären Ursachen. Denn schon die Natur derjenigen Stoffe, welche nach Entziehung des Sauerstoffs vermöge der fortbestehenden Sauerstoffaffinitäten in den Prozess der intramolekularen Athmung gezogen werden, muss Einfluss auf den Erfolg haben und zudem spielen die im lebendigen Protoplasma gebotenen besonderen Dispositionen eine Rolle, welche, wie in anderen Funktionen, auch hier noch nicht aufgehellt ist. Wir vermögen eben auch von dieser Seite her zur Zeit in den Prozess der intramolekularen Athmung nicht näher einzudringen und die Rücksichtnahme auf Penicillium und auf Gährungsvorgänge, welche letztere wir als eine spezifisch erweiterte intramolekulare Athmung ansehen, kann uns nur lehren, dass nicht alle in der Sauerstoffathmung verarbeitbaren Stoffe in den Prozess der intramolekularen Athmung hineingezogen werden können. So vermag Hefe den in der Gährung gebildeten Alkohol, vermögen Spaltpilze die in der Gährung producirte Milchsäure, Buttersäure u. s. w. ohne Sauerstoff nicht weiter zu verarbeiten, während sie bei Sauerstoffzutritt diese Stoffe im Athmungsprozess verwerthen können. Analoge, jedoch noch nicht aufgehellte Verhältnisse werden vermuthlich diejenigen Produkte (Alkohol u. s. w.) bieten, welche in nicht Gährung erregenden Pflanzen neben Kohlensäure in der intramolekularen Athmung entstehen[1]).

1) Es genügt hier wohl die Bemerkung, dass aus diesen Verhältnissen kein Argument gegen die genetische Verkettung von normaler und intramolekularer Athmung zu ent-

Mit obiger Diskussion, durch welche die Grundzüge meiner Auffassung genugsam gekennzeichnet sein dürften, darf ich mich bei der heutigen Sachlage begnügen. Hervorheben möchte ich aber nochmals, dass nach unserer Theorie die normale und die intramolekulare Athmung allerdings von denselben primären Ursachen abhängt, mit der Sauerstoffentziehung aber erst Prozesse eingeleitet werden, die bei Gegenwart von Sauerstoff gänzlich unterbleiben und also in der intramolekularen Athmung Produkte auftreten können, deren Bildung in der normalen Athmung gar nicht angestrebt wird, und so ist es mir auch wahrscheinlich, dass u. a. der Alkohol erst den mit der Sauerstoffentziehung veranlassten Vorgängen entspringt. Zu diesem Schlusse führt insbesondere der Mangel der intramolekularen Kohlensäurebildung in Penicillium, in welchem also die primäre Ursache der Athmung demgemäß nicht in einem Dissociationsprozess bestehen kann, welcher Kohlensäure und Alkohol liefert. Sind nun auch in der intramolekularen Athmung andere Stoffwechselprozesse thätig, so können in diesen natürlich eventuell doch dieselben Materialien verarbeitet werden, welche bei Sauerstoffzutritt der normalen Athmung anheimfallen.

Gleiche Erwägungen gelten auch für andere Produkte der intramolekularen Athmung, von denen hier nur kurz des Wasserstoffs gedacht werden soll, der bei Sauerstoffabschluss von Pflanzen producirt wird, welche Mannit als plastisches Material führen, jedoch nur dann, wenn intramolekulare Kohlensäureproduktion stattfindet. Demgemäß bildet, wie schon früher (p. 660 Anmerkung) erwähnt, Penicillium keinen Wasserstoff, während dieser in dem intramolekular athmenden Cantharellus cibarius auftritt. Es ist nicht zu verkennen, dass diese Schlussfolgerungen auf nur beschränkten empirischen Erfahrungen beruhen, und es werden auch erst direkte Untersuchungen zu erhärten haben, ob, wie es sehr wahrscheinlich, mit der intramolekularen Kohlensäurebildung die Produktion von Alkohol ausfällt[1]).

Gemäß unseren Vorstellungen über die Causalität der intramolekularen Athmung kennzeichnet die Wasserstoffbildung einen Reduktionsprozess, der dadurch eingeleitet wurde, dass die zur Athmung führenden Sauerstoffaffinitäten, sobald sie nicht durch den freien Sauerstoff gesättigt werden, anderweitig ihre Befriedigung suchen. Welcher Art im Näheren die Um-

nehmen ist. Missverständnissen in dieser Hinsicht werden auch die Betrachtungen über Sauerstoffathmung vorbeugen. Auf die neben Kohlensäure entstehenden Produkte gehe ich hier nicht ein.

1) Nach Brefeld (Landw. Jahrb. 1876, Jahrg. V, p. 322), bildete Penicillium glaucum bei Abschluss von Sauerstoff im Laufe von 3 Monaten etwas Alkohol. — Es bedarf jedenfalls erneuerter Untersuchungen, um darüber zu entscheiden, ob Alkohol (abgesehen von Spaltpilzen) allgemein in der intramolekularen Athmung entsteht. Die in dieser producirte Kohlensäure steht augenscheinlich in keinem bestimmten Verhältnis zu dem entstehenden Alkohol. (Vgl. Pfeffer, Physiologie I, p. 360 und 363). Auch ist ja noch fraglich, ob Alkohol sogleich mit Entziehung des Sauerstoffs, oder erst in Folge weiterhin eintretender, pathologischer Prozesse sich bildet.

lagerungen sind, welche den Wasserstoff aus seiner Verkettung im Mannit reißen, muss freilich dahingestellt bleiben. Unter den noch so wenig studirten Produkten der intramolekularen Athmung in höheren Pflanzen dürften wohl auch noch andere auffällige Reduktionsprodukte bekannt werden[1]). Letztere nehmen vielfach in Spaltpilzgährungen ihren Ursprung, in denen u. a. außer Wasserstoff auch Schwefelwasserstoff und Schwefel entstehen, ferner Nitrate zu Nitriten reducirt werden können[2]), Reduktionen, die übrigens ganz oder theilweise unterbleiben, wenn molekularer Sauerstoff in genügendem Maße Zutritt findet[3]).

Während gegen den genetischen Zusammenhang von normaler und intramolekularer Athmung von verschiedener Seite Widerspruch erhoben wurde, scheint die Gährthätigkeit allgemein als eine spezifisch ausgebildete intramolekulare Athmungsthätigkeit angesprochen worden zu sein. Diesen letztgenannten Zusammenhang weiter auszumalen ist hier um so weniger geboten, als die Hauptzüge in meiner Physiologie (Bd. I, p. 363, 370) gekennzeichnet sind, in welcher ich zugleich hinsichtlich der Beziehungen von normaler Athmung und intramolekularer Athmung, resp. Gährung im Wesentlichen einen mit meiner heutigen Auffassung konformen Standpunkt vertrete. Es genügt deshalb diesen Gegenstand hier nur insoweit zu berühren, um zu zeigen, dass durch die Gährungsvorgänge die intramolekulare Athmung nicht, wie Nägeli[4]) will, als ein der primären Ursache nach mit der normalen Athmung nicht verknüpfter Prozess charakterisirt wird.

Meiner Auffassung nach sind in den Gährorganismen die bei Sauerstoffmangel in anderen Pflanzen eintretenden Umlagerungen derart in spezifischer Weise umgebildet, dass ein sehr weit gehender Stoffumsatz, die Gährung, erreicht ist. Phylogenetisch betrachtet ist also die Gährfähigkeit durch besondere spezifische Ausbildung derjenigen im lebendigen Protoplasmaorganismus gebotenen Dispositionen entsprungen, welche in anderen Pflanzen zur normalen Athmung führen, wobei natürlich möglich ist, dass zu diesem Zwecke die ursprünglichen Anlagen eine gewisse Metamorphose erlitten. Bei solcher Auffassung haben wir die Gährthätigkeit ebensowohl als eine spezifische Ausbildung einer im Keime in allen Organismen schlummernden Anlage anzusprechen, als Nägeli, welcher keinen Zusammenhang zwischen normaler und intramolekularer Athmung annimmt[5]).

---

1) Durch solche könnten dann wieder weitere Umlagerungen eingeleitet und so der Stoffwechsel in der intramolekularen Athmung komplicirt werden.

2) Vgl. Pfeffer, Physiologie Bd. 1, p. 369.

3) Vgl. Hoppe-Seyler, Über die Einwirkung des Sauerstoffs auf Gährungen. Festschrift 1881 und Zeitschrift f. physiol. Chemie 1884, Bd. 8, pag. 214.

Ein näheres Eingehen auf dieses noch nicht allseitig aufgehellte Thema ist hier nicht geboten.

4) Theorie der Gährung 1879, p. 117.

5) Der Mangel der intramolekularen Kohlensäurebildung in Penicillium glaucum ist mit unserer Theorie wohl verträglich, doch kann daraus kein sicheres Argument gegen Nägeli's Auffassung abgeleitet werden.

Welcher Art nun auch die phylogenetische Ableitung der Gährfähigkeit sein mag, Erwerbung spezifischer Eigenschaften in einem besonderen Grade bedarf es in jedem Falle, um die Gährorganismen mit besonderen Fähigkeiten gegenüber anderen Pflanzen auszustatten, und schon nach diesen allgemeinen Erwägungen kann gegen unsere Auffassung ein triftiges Argument nicht daraus entnommen werden, dass die Gährthätigkeit der Sprosspilze durch Sauerstoffzufuhr nicht unterdrückt wird, ja sogar gesteigert werden kann[1]. Das Fortbestehen der aus der intramolekularen Athmung entwickelten Gährthätigkeit bei Sauerstoffzufuhr ist eben eine besondere Eigenschaft dieser Organismen, welche nach Nägeli[2] in geringerem Grade zur Erzielung vollständiger Verbrennung geeignet sind als die der Gährtüchtigkeit entbehrenden Pilze. Und da die Hefezellen um so gährtüchtiger sind, je kräftiger sie vegetiren[3]), so ist verständlich, wie mit der Sauerstoffzufuhr die Gährung zunehmen kann, und wird letztere nur verhältnismäßig genügend gesteigert, so muss der in der Zeiteinheit producirte Alkohol selbst dann zunehmen, wenn gleichzeitig von diesem etwas verbrannt werden sollte.

Die Erwerbung von Fähigkeiten, welche in den Hefezellen, selbst bei Zufuhr von Sauerstoff, die intramolekulare Athmungsthätigkeit fortbestehen lassen, stößt auch bei unserer Auffassung auf keine Bedenklichkeiten. Denn sind primär Sauerstoffaffinitäten geboten, welche fakultativ auf zwei verschiedenen Wegen ihre Befriedigung finden können, so wird, wenn beide Möglichkeiten gleichzeitig vorliegen, die relative Affinität, also die in der Zelle gebotene besondere Disposition entscheiden, welcher Prozess faktisch stattfindet, ob also in unserem Falle der molekulare Sauerstoff gespalten, oder ob die Sauerstoffaffinitäten durch die vermöge Wechselwirkung mit anderen Stoffen erzielten Umlagerungen gesättigt werden[4]). Letzteres würde, jedoch gleichzeitig neben der Fähigkeit den molekularen Sauerstoff zu spalten, in der Hefe ausgebildet sein, welche sich übrigens bei Mangel von vergährungsfähigem Zucker hinsichtlich normaler und intramolekularer Athmung verhält wie andere Pflanzen.

Wie mit Bezug auf den molekularen Sauerstoff, mag wohl auch in anderer Hinsicht in der Hefe die intramolekulare Athmungsfähigkeit in besonderer Weise fortgebildet sein, und eigenthümliche Ausbildung fordert

---

1) Vgl. Pfeffer, Physiologie I, p. 365.

2) L. c. p. 116.

3) Nägeli, l. c. p. 117.

4) Dass ein Körper gebundenen Sauerstoff entziehen kann, ohne die Fähigkeit zu besitzen, molekularen Sauerstoff zu zerspalten, ist, wie die Chemie lehrt, eine verbreitete Erscheinung. Ich erinnere z. B. daran, dass Traubenzucker in alkalischer Lösung freien Sauerstoff nicht (oder doch nur allmählich) aufnimmt, dagegen Kupferoxyd, Indigoblau u. s. w. leicht reducirt. Physiologisch lehrreiche Bemerkungen in dieser Hinsicht bietet Traube, Theorie der Fermentwirkung 1858, p. 35.

ja so wie so der Umstand, dass Spaltpilze spezifische Gährthätigkeiten bewirken. Es muss also nicht nothwendig mit Entziehung des Sauerstoffs in anderen Pflanzen eine qualitativ gleiche intramolekulare Umlagerung eintreten, wie in der Hefe, und wenn z. B. auch erst bei längerer Entziehung von Sauerstoff in anderen Pflanzen die Alkohol bildenden Umlagerungen sich einstellen sollten, so würde dieses doch nicht gegen unsere Theorie sprechen, welche aus gleichen Anlagen die normale Athmung, sowie die intramolekulare Athmung und die Gährfähigkeit entstehen lässt. Sollte Alkohol erst bei längerer Sauerstoffentziehung entstehen, — was ich keineswegs damit behaupten will, — so würde dieses der Annahme Nägeli's [1]) bis zu gewissem Grade entsprechen, dass in dem lebenden Organismus bei Sauerstoffentziehung eine Kette krankhafter Veränderungen durchlaufen wird, in der auch einmal derjenige Bewegungszustand erscheint, welcher ein Zerfallen des Zuckers in Alkohol und Kohlensäure bedingt. Indess ergiebt sich daraus, wie bemerkt, kein Argument gegen unsere Theorie und jedenfalls ist, wie früher (p. 663) hervorgehoben, die intramolekulare Athmung, wie sie unmittelbar nach Entziehung des Sauerstoffs ins Leben tritt, nicht Folge einer krankhaften Veränderung in der Pflanze.

Ich darf mich hier darauf beschränken zu erörtern, wie die zur Gährung führenden Prozesse im Verhältnis zur normalen Athmung aufzufassen sind, und habe nicht nöthig, die Gährtheorien im Weiteren zu verfolgen. Von den gegebenen, zur Zertrümmerung von Zucker in Alkohol und Kohlensäure führenden Bewegungszuständen geht auch Nägeli's geistreiche und ansprechende Theorie aus, nach der durch die besondere Thätigkeit der lebendigen Zelle in den Zuckermolekülen Schwingungszustände erzielt werden, welche zu dem Zerfallen in Alkohol und Kohlensäure führen.[2])

Ein Argument gegen den genetischen Zusammenhang von normaler und intramolekularer Athmung ist auch nicht aus Godlewski's[3]) Beobachtungen zu entnehmen, nach denen bei gewisser Herabsetzung der Partiärpressung des Sauerstoffs die Athmungsthätigkeit zwar vermindert wird, die Relation von Kohlensäure und Sauerstoff aber konstant bleibt, also intramolekulare Athmung nicht eintritt, durch welche die Menge der Kohlensäure verhältnismäßig vergrößert werden müsste. Solche relative Zunahme der Kohlen-

1) L. c. p. 118.

2) Diese Theorie ist auch mit unserer Theorie der intramolekularen Athmung, resp. der Erwerbung der Gährfähigkeit verträglich, denn in jedem Falle handelt es sich ja um Erzielung besonderer Thätigkeit im Protoplasma, durch welche die Zerspaltung des in den Stoffwechsel selbst nicht eintretenden Zuckers erreicht wird. Unsere Theorie ist aber nicht identisch mit Pasteur's Gährungstheorie, nach der bei Mangel von Sauerstoff dieser dem Gährmaterial entzogen und letzteres hierdurch direkt zum Zerfall in Kohlensäure und Alkohol veranlasst wird.

3) Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13. p. 522. Bestätigungen durch Bonnier und Magnin (Ann. d. scienc. naturell. 1884, sér. VI, Bd. XVII, p. 265; ibid. 1884, sér. VI, Bd. XVIII, p. 359; ibid. 1884, sér. VI, Bd. XIX, p. 246.

säure wird Thatsache, sobald die Partiärpressung des Sauerstoffs noch weiter herabgedrückt ist, und als Erfahrungssatz ergiebt sich somit, dass erst nach gewissem Rückgang der Sauerstoffathmung die intramolekulare Athmung beginnt. Allgemein freilich dürfte ein solches Verhalten nicht zutreffen. Voraussichtlich wird (Versuche liegen nicht vor) in Keimpflanzen von Vicia faba, welche gleichviel Kohlensäure in intramolekularer und normaler Athmung bilden, die Relation von Kohlensäure und Sauerstoff sich ändern, sobald in Folge verminderter Partiärpressung eine geringere Menge Sauerstoff konsumirt wird, und unter diesen Umständen wird in Penicillium glaucum die relative Kohlensäurezunahme nicht eintreten, wenn bei beschränkter Sauerstoffzufuhr die intramolekulare Athmung fehlt, was zwar bis jetzt nicht untersucht ist, indess wohl thatsächlich stattfinden dürfte.

Sind aber die Sauerstoffaffinitäten in so spezifisch ungleichem Grade befähigt, bei Sauerstoffmangel die intramolekulare Athmung zu erzielen, so mögen solche Differenzen wohl auch in derselben Pflanze in der Art bestehen, dass nur ein bestimmter Theil der Sauerstoffaffinitäten intramolekulare Athmung zu erzeugen vermag. Wird dann von diesem Theile der molekulare Sauerstoff energischer beschlagnahmt (und solche Annahme hat die Wahrscheinlichkeit für sich), so fallen bei Abnahme der Partiärpressung des Sauerstoffs zunächst diejenigen Affinitäten nicht mehr dem neutralen Sauerstoff zur Beute, welche intramolekulare Athmung nicht zu erzeugen vermögen, und letztere tritt erst dann auf, wenn bei weiterer Abnahme der Sauerstoffpressung auch die stärkeren Sauerstoffaffinitäten ihre Befriedigung nicht mehr finden.[1])

Ob meine Anschauung richtig ist, dürfte wohl durch das Experiment zu entscheiden sein, jedenfalls fällt die aus Godlewski's Experimenten gegen den genetischen Zusammenhang von normaler und intramolekularer Athmung entnommene Argumentation, wenn sich Vicia faba entsprechend unseren obigen Vermuthungen verhält.

Andere thatsächliche Argumente gegen den Ursprung der normalen und intramolekularen Athmung aus gleichen primären Ursachen sind mir nicht bekannt. Borodin[2]) äußert sich gegen solchen Zusammenhang ohne Angabe von Gründen, und solche finde ich auch nicht bei Reinke[3]), dessen Zurückführung der Athmungsursache auf autoxydable Körper ja Sauerstoffaffinitäten im Protoplasmaorganismus voraussetzt, die in allgemeinster Form wir zum Ausgangspunkt unserer Theorie fordern müssen. Diese, wie auch andere Autoren gehen nicht auf die Erklärung der nun einmal vorhandenen Thatsache ein, dass sogleich mit der Sauerstoffentziehung die intramolekulare

1) Ich habe hier nur Sauerstoffaffinitäten zur Exemplificirung benutzt, doch könnte gleiches Resultat auch durch andere Dispositionen bedingt sein, von welchen die intramolekulare Athmung abhängt.

2) Sur la respirat. d. plantes 1875, p. 7.

3) Bot. Zeitg. 1883, p. 65.

Athmung und, wie durch die mitgetheilten Versuche erwiesen, sogleich mit voller Energie beginnt, eine Thatsache, die, wie früher hervorgehoben, entweder unsere Theorie oder die Annahme fordert, dass die intramolekulare Athmung eine besondere Funktion ist, welche während der normalen Athmung nicht in Aktion zu treten vermag.

Eine jede Theorie, welche die ganze in der normalen Athmung gelieferte Kohlensäuremenge durch intramolekulare Spaltungsprozesse hervorgehen lässt, ist durch die mitgetheilten Thatsachen widerlegt, nach welchen bei Abschluss von Sauerstoff der Regel nach weniger, bei Penicillium sogar keine Kohlensäure gebildet wird. Die Annahme, es entstehe alle in der normalen Athmung producirte Kohlensäure durch intramolekulare Zerspaltung, wurde schon von Rochleder[1]) gemacht und weiter ausgebildet von Wortmann[2]), nach dessen Auffassung der Sauerstoffeingriff dazu dient, die der Dissociation anheimfallenden Stoffe zu bilden und zu regeneriren. Mit der Widerlegung der genannten Prämisse ist es unnöthig, auf die an dieselben geknüpften theoretischen Vorstellungen Wortmann's einzugehen.

In den Hauptzügen schließt sich die hier entwickelte Theorie der intramolekularen Athmung der von mir in meiner Physiologie (I p. 370) entwickelten Auffassung an. Denn wenn ich auch früher die Entwickelung von Sauerstoffaffinitäten durch einen Kohlensäure abspaltenden Dissociationsprozess, also durch einen bestimmten Vorgang zu stande kommen ließ, der in dieser Weise nach den gewonnenen Erfahrungen vielleicht in keiner Pflanze primäre Ursache der Athmung ist, so nahm ich doch gleiche primäre Ursache für normale und intramolekulare Athmung an und ließ letzere zu stande kommen, indem nach Abschluss des Sauerstoffs die fortdauernden Sauerstoffaffinitäten anderweitige, bisher unterbliebene Umlagerungen erzielten.

Im Prinzip gleiche Erwägungen lagen auch meiner diesbezüglichen ersten Abhandlung[3]) zu Grunde, in der ich zu der Ansicht neigte, es möchte die primäre Ursache der normalen und intramolekularen Athmung ein Kohlensäure und Alkohol liefernder Dissociationsprozess sein, in welchem es bei Sauerstoffzutritt, der sofortigen weiteren Verbrennung des Alkohols halber, zu einer Anhäufung dieses nicht komme. Indess ist diese Hypothese nur als eine nähere Möglichkeit hingestellt und die unmittelbar vorhergegangenen Auseinandersetzungen zeigen, dass ich den genetischen Zusammenhang der normalen und intramolekularen Athmung keineswegs von der Realität dieser Hypothese abhängig machte. Ihre Widerlegung hat

1) Chemie und Physiologie der Pflanzen 1858, p. 114, 151.

2) Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1880, Bd. II, p. 516.

Auch Sachs (Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1882, p. 487) vertritt einen im Prinzip ähnlichen Standpunkt.

3) Wesen und Bedeutung der Athmung. Landwirthschaftliche Jahrbücher 1878, Bd. VII, p. 817.

diese Hypothese durch die ungleiche Relation der mit und ohne Sauerstoff producirten Kohlensäure gefunden.

4. Die Sauerstoffathmung.

In unserer Theorie der intramolekularen Athmung gingen wir von der Annahme aus, dass Affinitäten, welche Oxydationen durch den molekularen Sauerstoff herbeiführen, bei Fehlen dieses zu anderweitigen Prozessen Veranlassung geben. Diese Voraussetzung wurde mit gutem Grunde in dieser allgemeinsten Fassung gehalten, da eine nähere Einsicht in die primären Athmungsursachen auch durch die Erfahrungen über Sauerstoffathmung nicht gewonnen ist. Doch scheint mir eine kurze Diskussion der Kausalität der Sauerstoffathmung geboten, um möglichen Missverständnissen hinsichtlich des Zusammenhanges der normalen und intramolekularen Athmung vorzubeugen, und vielleicht vermag die Beleuchtung dieser Frage von einigem Nutzen in der Zukunft zu werden. Übrigens werden sich meine Erörterungen, meinem Zwecke entsprechend, nur in einem ganz allgemeinen Rahmen bewegen und ich unterlasse deshalb jedes nähere Ausmalen von Theorien, deren Prinzip anzudeuten hier genügt. Ebenso darf ich mich, da nur die Ursache des Sauerstoffeingriffes ins Auge gefasst ist, darauf beschränken, einige allgemeine Bemerkungen über diesen Punkt kurz mitzutheilen, und muss im übrigen auf zusammenfassende Darstellungen über Athmung und auf die bezüglichen Spezialarbeiten verweisen.

Die Athmung ist eine Funktion des lebendigen Organismus, welche zum Unterhalt der normalen Lebensthätigkeit unerlässlich ist und mit Rücksicht auf diese Wechselbeziehung ein analoges Verhältnis bietet, wie die brennende Kerze, in welcher durch die Verbrennung und ihre Leistungen zugleich die Bedingungen für fernere Fortdauer der Verbrennung geschaffen werden.[1]) Unzweifelhaft spielt sich im Innern des Protoplasmaorganismus selbst der nothwendige, Betriebskraft für das Leben liefernde Athmungsprozess ab, welcher, weil von der Lebensthätigkeit abhängig, sogleich mit dem Tode stille steht.

Der oxydirende Eingriff des molekularen Sauerstoffs wird also durch die im lebendigen Organismus gebotenen Bedingungen verursacht und regulirt; in den im lebendigen Organismus gebotenen Dispositionen, nicht in dem Sauerstoff liegt die primäre Ursache der Athmung.[2]) Dieses ergiebt sich als logische Folgerung, welcher Art immerhin die den Eingriff des Sauerstoffs veranlassenden Ursachen sein mögen, und, ohne jede bestimmte

---

1) Es gilt dieses übrigens auch hinsichtlich der Fortdauer der intramolekularen Athmung. — Zur Gährthätigkeit erweitert können bekanntlich auch ohne freien Sauerstoff die zum Wachsthum und zur Vermehrung nöthigen Lebensbedingungen geschaffen werden.

2) Vgl. Pfeffer, Physiologie I, p. 370.

Voraussetzung hinsichtlich dieser, darf man wohl von den in dem Organismus entwickelten Sauerstoffaffinitäten, als den die Athmung veranlassenden und regulirenden Ursachen reden. Diese Sauerstoffaffinitäten müssen in jedem Augenblick in nur begrenzter Menge geboten sein, aber fortdauernd entwickelt werden, denn nur so erklärt sich, dass die Ausgiebigkeit der Athmung in weiten Grenzen von der Partiärpressung unabhängig ist[1]), mit der doch die in die Zelle eindringende Menge Sauerstoff steigt und fällt. Die vollständige Sättigung dieser Affinitäten durch den freien Sauerstoff unter normalen Bedingungen, sowie die Annahme, dass bei Sauerstoffmangel durch diese fortbestehenden Affinitäten anderweitige Umlagerungen erzielt werden, bilden die Voraussetzungen unserer Theorie der intramolekularen Athmung.

Welche besonderen physikalisch-chemischen Bedingungen aber in dem physiologischen Prozess der Athmung die Oxydation durch neutralen Sauerstoff ermöglichen, ist eine noch offene Frage und überhaupt fehlt eine tiefere Einsicht in den gesammten Athmungsstoffwechsel. Ich darf hier wohl nur daran erinnern, dass mit Kenntnis der Ausgangspunkte und der Endprodukte die zwischen beiden liegende mögliche Kette von Prozessen noch nicht aufgehellt ist, somit auch nicht, wenn wir unter Aufnahme von Sauerstoff Glykose, Stärke oder Oel verschwinden und Kohlensäure oder Wasser auftreten sehen. Trotz des gleichen Ausgangsmateriales wäre vermittelst des vorbereitenden Stoffwechsels immer noch Identität des eigentlichen Aktes der Athmung auch in stofflicher Hinsicht möglich, denn so gut wie die Pilze Zellhaut und andere Baustoffe ihres Körpers aus Zucker oder aus Weinsäure oder aus Eiweißstoffen als einziger organischer Nahrung formiren können, ist auch denkbar, dass trotz verschiedener Nahrung immer derselbe Stoff der Verbrennung anheimfällt.[2]) Behaupten will ich dieses freilich nicht, ja ich möchte eher glauben, dass verschiedene Körper direkter der Oxydation anheimfallen, unter ihnen auch solche, die ohne Sauerstoff nicht verarbeitet oder die wenigstens nicht in die intramolekulare Athmungsthätigkeit hineingezogen werden können.

Jedenfalls sprechen unsere Erfahrungen, wie schon hervorgehoben (p. 665), gegen jede Theorie, welche die Kohlensäure aus einem vom Eingriff des Sauerstoffs an sich unabhängigen Dissociationsprozess hervorgehen und durch den aufgenommenen Sauerstoff nur die Stoffe regeneriren und bilden lässt, welche dem fraglichen Dissociationsprozess anheimfallen.[3])

---

1) Die Beeinträchtigung der Athmung durch zu weitgehende Partiärpressung des Sauerstoffs wird verursacht durch besondere, die Lebensthätigkeit beeinflussende Wirkungen.

2) Ich kann mich hier kurz fassen, da das Nöthige in meiner Physiologie (Bd. I, p. 354) gesagt ist.

3) Lässt man den Kohlensäure abspaltenden Dissociationsprozess als unmittelbare Folge aus dem Sauerstoffeingriff hervorgehen, so ist diese Dissociationstheorie im Grunde

Denn mit solcher Theorie ist das Fehlen der Kohlensäurebildung bei Ausschluss von Sauerstoff in Penicillium unverträglich, und ebenso spricht gegen solche Theorie die im Vergleich zur normalen Athmung in der intramolekularen Athmung der Regel nach geringere, theilweise sehr viel geringere Kohlensäureproduktion in anderen Pflanzen. Ebenso wird durch diese Thatsachen, wie auch schon hervorgehoben wurde, meine frühere Auffassung widerlegt, nach der die Sauerstoffaffinitäten durch einen Kohlensäure abspaltenden Dissociationsprozess entwickelt werden.

Diese Erwägungen machen es also sehr wahrscheinlich, dass die Athmung ein von dem Eingriff des Sauerstoffs abhängiger Oxydationsprozess ist, dessen nähere Modalitäten aber sich noch nicht präzisiren lassen.[1]) So ist auch nicht sicher zu entscheiden, ob zur Erzielung des Sauerstoffeingriffes es genügt, dass der Verbrennung anheimfallende Stoffe in löslicher Form zwischen die Micellen des Protoplasmakörpers dringen[2]), oder ob das zu verathmende Material zunächst in chemische Verbindung mit Eiweißstoffen oder anderen Körpern tritt und irgendwie auf diese Weise die Bedingungen für den Sauerstoffeingriff geschaffen und unterhalten werden. Die Fähigkeit der Schimmelpilze, verschiedene Stoffe und, wie es scheint, auch solche zu verathmen, die kein Nährmaterial sind (Oxalsäure, Ameisensäure), deutet eher darauf hin, dass auch schon bei Vertheilung im Protoplasma Oxydationsbedingungen geschaffen werden können. Ich kann hier nicht weitläufig darthun, wie und warum eine sichere Entscheidung aus der derzeitigen Kenntnis solcher Verhältnisse nicht zu treffen ist, doch dürfte es auch ohne weitere Diskussion einleuchten, dass auf dem angedeuteten Wege die empirische Forschung vielleicht eine tiefere Einsicht in unsere Fragen eröffnen könnte. Es genügt wohl auch die einfache Bemerkung, dass eine Antwort auf obige Fragen nicht aus der Thatsache zu ziehen ist, dass im Athmungs-

genommen mit einer direkteren Oxydationswirkung identisch, welche ja auch die näheren Umlagerungen zunächst dahin gestellt sein lässt. — Gegen die Annahme, in höheren Pflanzen dauere die Kohlensäureproduktion fort, weil dissociationsfähige Stoffe sich anhäuften, sprechen verschiedene Gründe. Ich erinnere nur daran, dass dann die Kohlensäureproduktion bei Ausschluss von Sauerstoff allmählich fallen, nicht aber auf ein für längere Zeit konstantes Maß sogleich zurückgehen müsste.

1) Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass Sauerstoff auch in andern Vorgängen als im Athmungsprozess konsumirt wird, wie z. B. bei Bildung von Stärke aus fettem Oel u. s. w. (Vgl. Pfeffer, Landw. Jahrb. 1878, VII, p. 809). Godlewski, Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 508; Detmer, ibid. 1879—84, Bd. 12, p. 245 und Lehrbuch der Pflanzenphysiologie 1883, p. 172). Ich halte es indess für wesentlich, den Sauerstoffkonsum in anderen Stoffwechselprozessen von dem eigentlichen Athmungsprozess, so gut es gehen will, getrennt zu halten, und stimme schon deshalb Detmer's Unterscheidung von Vinkulationsathmung u. s. w. nicht zu.

2) Es ist damit gesagt, dass z. B. Stärke nicht ohne vorherige Stoffmetamorphose Athmungsmaterial werden kann.

prozess ein Theil der für die Lebensthätigkeit unentbehrlichen Betriebskraft gewonnen wird, denn dieses scheint ebensowohl erreichbar, wenn das Athmungsmaterial verbrannt wird nach einfacher Vertheilung im Protoplasma oder nachdem es in chemische Verbindung mit den den Organismus aufbauenden Körpern getreten ist.

Mit Rücksicht auf die Bedeutung der Athmung ist eine dauernde Zertrümmerung von Proteinstoffen in diesem Prozesse nicht absolut nothwendig und zu solcher Zertrümmerung zwingen nicht gerade die bekannten Thatsachen. Diese sprechen freilich auch nicht gegen die Möglichkeit eines dauernden Umsatzes von Proteinstoffen als nächste Ursache der Athmung oder als in dieser mitwirkend, und denkbar wäre auch, dass ein Umsatz von Proteinstoffen selbst dann für die Realisirung der Oxydation im Athmungsprozesse entscheidend wäre, wenn andere Stoffe bei einfacher Vertheilung im Organismus verathmet werden könnten.[1])

Keineswegs will ich also die Möglichkeit eines dauernden Umsatzes von Eiweißkörpern leugnen, und dass auch Proteinstoffe im Athmungsprozess verarbeitet werden können, lehren, neben anderen Erscheinungen, am besten Schimmelpilze, welche mit Eiweißstoffen als einziger organischer Nahrung gedeihen. Wie in diesem Falle die Proteinstoffe in den zu verschiedenem Ziele führenden Stoffwechselprozessen verarbeitet werden, halte ich überhaupt dafür, dass in jedem thätigen Organismus ein dauernder Umsatz auch von Proteinstoffen stattfindet, ohne deshalb aus einem Zerfall dieser die Entstehung eines jeden stickstofffreien, im Stoffwechsel auftretenden Körpers ableiten zu wollen. In dieser Hinsicht wird, nachdem die frühere Ansicht über relative Stabilität der Proteinstoffe widerlegt ist[2]), jetzt ohne zwingende Gründe oft zu weit gegangen[3]).

---

1) Z. B. bei der weiterhin zu erwähnenden fermentartigen Wirkung autoxydabler Stoffe.

2) In dieser Hinsicht liegen jetzt zahlreiche Thatsachen vor, nachdem meine Untersuchungen über die Funktion des Asparagins (Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 530) den Anstoß zu den bezüglichen Fragen gaben.

3) Es würde zu weit gehen, wollte ich hier discutiren, in wie weit in Stoffwechselprozessen Umsatz von Proteinstoffen betheiligt ist, eine Frage, zu deren richtiger Beantwortung vielfach noch die empirischen Erfahrungen mangeln. Indess möchte ich doch darauf hinweisen, dass bisher nicht erwogen ist, ob in dem zum Unterhalt des Lebens thätigen Stoffwechsel (ich sehe also von Wachsthum, Neubildung u. s. w. ab) die den eigentlichen Protoplasmakörper, einen differenzirten und mit Organen versehenen Organismus konstituirenden Stoffe in dauerndem chemischen Umsatz sich befinden, oder ob der Umsatz im Betriebsstoffwechsel sich nicht vielmehr auf die im eigentlichen Protoplasmagerüste vertheilten Stoffe erstreckt, unter denen, wie auch am Aufbau des Grundstockes des Organismus, Proteinstoffe einen hervorragenden Antheil haben. Ich nehme hier den Begriff der Proteinstoffe im weiteren Sinne, rechne also auch das Plastin zu diesen, sowie u. a. auch Keratin, Chondrin u. s. w. den Proteinstoffen oder Eiweißstoffen zugesellt werden (z. B. in Beilstein's organischer Chemie). — Wenn ich mit Stillschweigen hier über das lebendige Eiweiß hinausgehe, so will ich damit keineswegs

Bei der gekennzeichneten Sachlage ist es unmöglich, die zum oxydirenden Eingriff des molekularen Sauerstoffs führende Ursache bestimmt zu präcisiren, und in den folgenden Erörterungen sollen im Wesentlichen die obwaltenden Möglichkeiten im Prinzip angedeutet werden.[1])

Ausgehend von der zweifellos richtigen Anschauung, dass die Ursache des Sauerstoffeingriffes im Organismus liegt, muss das der Athmung anheimfallende Material entweder für sich den molekularen Sauerstoff zu spalten vermögen, also autoxydabel sein, oder wenn dieses nicht zutrifft, wenn die Stoffe bradoxydabel (dysoxydabel) sind[2]), müssen im Protoplasma in irgend einer Weise Bedingungen für die Oxydation geschaffen werden. Streng auseinanderhalten lassen sich freilich diese beiden Alternativen nicht, da Körper autoxydabel speziell unter den im Protoplasma gebotenen Verhältnissen sein könnten und die Autoxydation eines Stoffes, wie aus Folgendem hervorgehen wird, Veranlassung zur Oxydation anderer, an sich bradoxydabler Stoffe zu geben vermag.

Handelt es sich um bradoxydable Körper, so werden, vom physiologischen Standpunkte betrachtet, dem Prinzip nach im Wesentlichen folgende Umstände zur Oxydation führen können.

1) Die Oxydation bradoxydabler Stoffe wird durch Aktivirung von Sauerstoff im Organismus erzielt.

2) Es sind Sauerstoffüberträger thätig, d. h. autoxydable Stoffe, welche den aufgenommenen Sauerstoff wieder an andere, der Athmung anheimfallende Körper abgeben, also wie ein Ferment wirksam sind.

3) Die an sich bradoxydablen Stoffe erlangen unter den im Protoplasma gebotenen besonderen Bedingungen die Fähigkeit, den molekularen Sauerstoff zu spalten, sei es nun, dass dieses erreicht wird durch chemische Qualität des umgebenden Mediums,[3]) durch auflockernde Schwingungszustände, in welche Moleküle und Atome des fraglichen Körpers zwischen den Micellen des lebenden Protoplasmas versetzt werden, oder auf irgend eine andere Weise.

---

meine Übereinstimmung mit den Ansichten ausgedrückt haben, die in einer besonderen, vom Leben abhängigen chemischen Qualität der Proteinstoffe die Erklärung der lebendigen Funktionen suchen.

1) Dem entsprechend unterbleibt ein näheres Eingehen auf aufgestellte Theorien. Es ist dieserhalb u. a. auf Reinke (Bot. Ztg. 1883, p. 65) und auf die Originalarbeiten zu verweisen.

2) Traube (Bericht d. chem. Gesellschaft 1882, Bd. 15, p. 663) nennt autoxydabel diejenigen Körper, welche bei gewöhnlicher Temperatur durch passiven Sauerstoff oxydirbar sind, dagegen nennt Traube (ebenda 1883, Bd. 16, p. 463) bradoxydabel oder dysoxydabel solche Körper, die nur durch aktiviren oder schwach gebundenen Sauerstoff oxydirt werden.

3) So nehmen in alkalischer Lösung verschiedene Stoffe Sauerstoff auf, u. a. auch der Traubenzucker. Vgl. Radszizewski (Annal. d. Chemie 1880, Bd. 203, p. 305), sowie Nencki und Sieber (Journal f. prakt. Chemie 1882, N. F. Bd. 26, p. 1.)

Die letztgenannte Möglichkeit ist im Grunde genommen Autoxydation unter Vermittlung des lebendigen Protoplasmas. In diesem Falle, wie überall bei Autoxydation, entsteht nach Traube Wasserstoffsuperoxyd,[1] welches dann weitere Oxydationswirkungen geltend machen wird. Übrigens können auch sehr wohl im Athmungsprozess verschiedene Modalitäten gleichzeitig zusammengreifen und es ist bei Besprechung der intramolekularen Athmung auf Verhältnisse hingewiesen, nach denen solches nicht unwahrscheinlich dünkt. (Vgl. p. 671.)

Am wenigsten wahrscheinlich dünkt es mich, dass in dem Athmungsprozess die Oxydation bradoxydabler Stoffe durch aktivirten Sauerstoff (Ozon oder atomistischen Sauerstoff) erzielt wird, der natürlich im Augenblick des Entstehens zur Wirkung kommen müsste, da atomistischer Sauerstoff nur im status nascendi in Betracht kommen kann und ein so kräftiges Oxydationsmittel wie Ozon innerhalb des oxydable Körper enthaltenden Protoplasma nicht fortbestehen kann. Dieserhalb ist es auch schwer, Argumente gegen eine solche Oxydation beizubringen und das Vorkommen relativ leicht oxydabler Stoffe im Zellsaft kann nur aussagen, dass in letzteren Ozon nicht gelangt. Doch spricht Schmiedeberg's[2] Beobachtung, nach der, in den thierischen Organismus eingeführt, Benzylalkohol und Salicylaldehyd, d. h. bradoxydable Stoffe, leichter oxydirt werden als Phosphor, gegen eine Aktivirung des Sauerstoffs, und bei der jedenfalls prinzipiellen Übereinstimmung des Athmungsprozesses im Pflanzen- und Thierreich dürfen wir die in diesem gewonnenen Erfahrungen auch für uns verwerthen.

Die Annahme von Ozonbildung zur Oxydation im Organismus, welche Schönbein[3] vertrat, dürfte wohl einen Anhänger nicht mehr finden und die Experimente, auf welche sich jener stützte, z. B. Bläuung der Guajaktinktur, sind auch auf andere Weise erklärbar.[4]

Eine Aktivirung von Sauerstoff nimmt auch Hoppe-Seyler[5] an, nach dessen Theorie nascirender Wasserstoff das Sauerstoffmolekül spaltet, indem er das eine Atom für sich beschlagnahmt, während das andere Atom energische Oxydationen bewirkt. Nach M. Traube[6] spaltet aber nascirender Wasserstoff keine aktiven Sauerstoffatome ab, und demgemäß fehlt dieser Theorie die chemische Basis. Von physiologischer Seite lässt sich, außer

1) Bericht d. chem. Gesellschaft 1882, Bd. 15, p. 663, 2422; 1883, Bd. 16, p. 131.

2) Archiv f. experimentelle Pharmakol. und Pathologie 1881, Bd. 14, p. 298. Die Mehrzahl der Forscher dürfte sich gegen eine Aktivirung des Sauerstoffs im Organismus ausgesprochen haben, so insbesondere Pflüger (Archiv für Physiologie 1875, Bd. X, p. 252).

3) Journal f. prakt. Chemie 1868, Bd. 105, p. 198. Zeitschrift f. Biologie 1868, IV, p. 367. — Über Ozon vgl. auch Pfeffer, Physiol. I, p. 374 und die hier citirte Literatur.

4) Ich gehe hierauf nicht näher ein. Einige bezügl. Bemerkungen finden sich bei Reinke, Bot. Zeitg. 1883, p. 65.

5) Physiologische Chemie 1877, p. 126, 983.

6) Bericht d. chem. Gesellschaft 1882, Bd. 15, p. 2425; 1882, Bd. 16, p. 1201.

dem oben gegen den aktiven Sauerstoff Gesagten, einwenden, dass bei Penicillium eine intramolekulare Athmungsthätigkeit bei Ausschluss von Sauerstoff fehlt, somit kein Wasserstoff producirt wird, dessen Auftreten in anderen intramolekular athmenden Pflanzen nicht ausgeschlossen ist, weil er in status nascendi anderweitige Wirkungen ausüben könnte, die in der intramolekularen Athmung zum Ausdruck kommen.[1])

Am einfachsten und ungezwungensten findet meines Erachtens der oxydirende Eingriff des molekularen Sauerstoffs im Athmungsprozess seine Erklärung in der Annahme von Autoxydation, sei es, dass an sich oxydable Stoffe im Protoplasma producirt werden, oder dass an sich bradoxydable Stoffe unter den im Protoplasma gebotenen Bedingungen die Fähigkeit erlangen, den molekularen Sauerstoff zu spalten. Solche Annahme liegt im Prinzip allen Theorien zu Grunde, welche eine Aktivirung des Sauerstoffs nicht postuliren, wie immer im Näheren auch die Oxydation durch den molekularen Sauerstoff gedacht sein mag.

Im Näheren wird insbesondere zu beachten sein, ob der autoxydable Stoff selbst verbrennt oder ob derselbe die Oxydation anderer Körper veranlasst. Im letzteren Falle würde es am weitgehendsten sein, wenn der Autoxydator nur als Überträger des Sauerstoffs, also wie ein Ferment wirksam wäre. Letztere Wirkungsweise kann durch zahlreiche chemische Beispiele veranschaulicht werden und M. Traube[2]) gebührt das Verdienst, auf die physiologische Bedeutung solcher Vorgänge hingewiesen zu haben. So wird beispielsweise Indigschwefelsäure durch Traubenzucker reducirt, nimmt aber unter Blaufärbung wieder Sauerstoff aus der Luft auf und vermittelt also bei dauernder Sauerstoffzufuhr fortwährend eine Übertragung von Sauerstoff an den Zucker. Wie die Indigschwefelsäure wirkt u. a. Kupferoxyd in amoniakalischer Lösung und die Oxydation der schwefeligen Säure

1) Ein durchschlagendes Argument ist dieses nicht, doch gehe ich, meinem Zwecke entsprechend, auf diesen Punkt und auf die angedeutete Theorie nicht näher ein. Die Wasserstoffentwickelung ist übrigens nur ein spezieller Fall der Theorie, welche verallgemeinert fordert, dass oxydable Substanzen das Sauerstoffmolekül so spalten, dass das eine Atom als aktiver Sauerstoff oxydirend wirkt. Diese Annahme liegt auch der Anschauung von Nencki und Sieber (Journ. f. prakt. Chemie 1882, N. F., Bd. 26, p. 30) zu Grunde, in der Eiweißkörper als oxydable Stoffe fungiren.

2) Theorie der Fermentwirkung 1858, p. 35. Indem ich auf die bei Traube aufgeführten chemischen Beispiele verweise, erwähne ich als einen hierher gehörigen Fall noch das Verhalten einer Oxalsäure und Eisenoxydsalz enthaltenden Lösung. Bei Beleuchtung wird die Oxalsäure unter Reduktion des Eisenoxyds zu Kohlensäure oxydirt, und indem das gebildete Eisenoxydul bei Luftzutritt wieder Sauerstoff aufnimmt, kann eine geringe Menge Eisensalz allmählich die Oxydation einer größeren Menge von Oxalsäure vermitteln. — Bei Traube ist auch durch Beispiele erläutert, wie die Gegenwart eines oxydablen Stoffes den Sauerstoffüberträger vor Zersetzung schützen kann. — Zu bemerken brauche ich wohl nicht weiter, dass auch eine nur lockere Bindung des an andere Körper abzugebenden Sauerstoffs unter das hier entwickelte Prinzip fällt, also auch der Fall, welchen die Blutkörperchen im thierischen Organismus bieten.

zu Schwefelsäure unter Vermittelung des Stickoxyds ist ein bekanntes Beispiel für solche fermentartige Sauerstoffübertragung. Diese und analoge Beispiele lehren zugleich, wie die Fähigkeit, den molekularen Sauerstoff zu zerspalten, kein Maßstab ist für die Fähigkeit, den gebundenen Sauerstoff zu entreißen. Ferner wird durch solche Beispiele die Gleichzeitigkeit von Reduktions- und Oxydationsvorgängen demonstrirt, welche sicherlich auch in der lebensthätigen Zelle nebeneinander sich abwickeln.[1])

Entsteht, wie es nach Traube's[2]) neueren Untersuchungen der Fall ist, in jeder Autoxydation Wasserstoffsuperoxyd, so wird dieses weitere oxydirende Wirkungen geltend machen und zwar sowohl dann, wenn der Autoxydator im Athmungsprozess verbrannt oder, bei fermentartiger Wirkung, dauernd regenerirt wird. In beiden Fällen können durch das Wasserstoffsuperoxyd auch solche Stoffe oxydirt werden, welche unter den im Protoplasma gebotenen Bedingungen den molekularen Sauerstoff nicht zu zerspalten vermögen.

Direkte wie durch einen Sauerstoffüberträger vermittelte Oxydation ist ebensowohl möglich, wenn die bezüglichen Körper an sich autoxydabel sind oder wenn sie diese Fähigkeit erst durch Vermittelung des lebendigen Protoplasmas gewinnen, das ebensowohl für die eventuelle Übertragung des Sauerstoffs von dem fermentartig wirkenden Körper an das Athmungsmaterial entscheidende Dispositionen schaffen kann. Somit fällt unter die entwickelten Gesichtspunkte als besonderer, bestimmte Ursachen annehmender Fall Nägeli's[3]) Theorie, nach welcher durch die spezifischen Bewegungszustände im lebensthätigen Protoplasma Schwingungen der Moleküle und Atome erzeugt werden und so durch eine gewisse Lockerung des Verbandes die Fähigkeit erreicht wird, den molekularen Sauerstoff zu zerspalten.

Überhaupt kann den im Prinzip ausgesprochenen Athmungsursachen in verschiedener Weise genügt und erreicht werden, dass die Athmungsthätigkeit von der partiären Pressung des Sauerstoffs in weiten Grenzen unabhängig ist. Denn dieses wird immer der Fall sein, sobald in jedem Augenblick nur die Bedingungen für die Oxydation einer begrenzten Stoffmenge

1) Zu den Reduktionen durch das lebendige Protoplasma gehört auch die von Löw ausgedehnter studirte Reduktion von Silbersalzen. Ich kann auf diesen Gegenstand hier nicht näher eingehen und muss mich mit der Bemerkung begnügen, dass ich, bei voller Anerkennung des Thatsächlichen, doch den von Löw gezogenen Schlussfolgerungen nicht beistimmen kann.

2) Bericht d. chem. Ges. 1882, Bd. XV, p. 663. — Man kann also hier von einer Aktivirung des Sauerstoffs sprechen, wenn man damit jeden Vorgang bezeichnen will, durch welchen molekularer Sauerstoff aktionsfähiger gemacht wird. Da aber Wasserstoffsuperoxyd weniger energisch oxydirend wirkt, als z. B. Ozon, möchte Traube (l. c. p. 675) in dessen Produktion nicht eine Aktivirung des Sauerstoffs durch Autoxydation sehen. — Auf die Theorie der Entstehung des Wasserstoffsuperoxyds in der Autoxydation braucht für unsere Zwecke nicht eingegangen zu werden und sei dieserhalb auf Traube verwiesen.

3) Theorie d. Gährung 1879, p. 50.

geboten sind, die so lange vollständig verbrannt wird, als eine ausreichende Menge von Sauerstoff fortwährend in den Protoplasmakörper zu gelangen vermag, in dem bei reichlicherer Zufuhr von Sauerstoff die Verbrennung unter den genannten Voraussetzungen nicht gesteigert wird. Solchen Bedingungen kann, wie leicht ersichtlich, z. B. sowohl genügt werden, indem oxydables Material in dem Maße verbrennt, als es entsteht, oder indem die Wirksamkeit eines fermentartig thätigen Autoxydators sowohl durch die Quantität dieses als durch die jeweilige Menge des zu oxydirenden Materiales regulirt wird. Mag nun faktisch die Sache so oder anders liegen, jedenfalls muss der Stoffwechsel und die gesammte Lebensthätigkeit in der Zelle die Ausgiebigkeit der Athmung reguliren.

Auch wenn man voraussetzt, dass in den Rahmen der entwickelten Prinzipien die thatsächlichen Ursachen der Athmung fallen, kann man doch aus den derzeit bekannten Thatsachen nicht ableiten, welche besonderen Umstände in Wirklichkeit die Oxydation herbeiführen. Ohne weitere Diskussion in dieser Hinsicht möchte ich nur darauf hinweisen, dass insbesondere auch die sofortige Sistirung der Athmung mit dem Tode keine bestimmten Schlussfolgerungen in unseren Fragen erlaubt und als Ursache der Athmung selbst an sich autoxydable Stoffe zulässt, da diese im Leben jedenfalls im Augenblicke der Entstehung dem Athmungsprozesse anheimfallen müssen, denn bei einiger Anhäufung solcher Stoffe[1]) würde eine weitergehende Beeinflussung der Ausgiebigkeit der Athmung durch die partiäre Pressung des Sauerstoffs unvermeidlich sein. Besondere in der Lebensthätigkeit begründete Bedingungen sind in jedem Falle für Zustandekommen und Ausgiebigkeit der Athmung entscheidend, welche naturgemäß, wie die ganze Lebensthätigkeit, von äußeren Einflüssen, wie Temperatur, Stoffvorrath[2]) u. s. w. mindestens in quantitativer Hinsicht abhängig ist.

Vermag ich unter objektiver Erwägung der vorliegenden Thatsachen keine bestimmte Theorie zur Wahrscheinlichkeit zu erheben, so darf ich doch vielleicht meine unmaßgebliche Meinung äußern, nach welcher fermentartig wirksame Sauerstoffübertragung mindestens eine hervorragende Rolle im Athmungsprozess spielen würde, in dem aber vielleicht gleichzeitig einige Modalitäten in spezifisch ungleichem Verhältnis zur Oxydation durch den molekularen Sauerstoff führen. Entsteht in dem Prozess der Autoxydation Wasserstoffsuperoxyd, so wird auch dieses oxydirend in der Zelle

1) Bei Abschluss von Sauerstoff findet ebenfalls keine Anhäufung autoxydablen Materiales statt, da die Kohlensäureproduktion mit Sauerstoffzufuhr nicht gegen früher steigt. Übrigens würde nach unserer Theorie der intramolekularen Athmung durch die Befriedigung der Sauerstoffaffinitäten auf andere Weise eine Anhäufung von autoxydablen Stoffen vermieden sein.

2) Eine Abhängigkeit von dem Vorrath verarbeitbaren Materiales ergiebt sich z. B. aus neueren Untersuchungen von Borodin (Untersuch. über Pflanzenathmung 1881) und Müller-Thurgau (Landwirthschaftl. Jahrb. 1883, Bd. XI, p. 79[4]).

mitwirken.[1]) So wenig wie für diese Auffassung ist für die von anderen Forschern ausgesprochenen Ansichten die Realität zu erweisen und ich beschränke mich hier darauf, in Kürze das Prinzip einiger derjenigen Theorien anzudeuten, welche von einer Zerspaltung des molekularen Sauerstoffs unter den im Protoplasma thätigen Verhältnissen ausgehen.[2])

Gedacht wurde schon der Anschauung Nägeli's, nach welcher das zur Verathmung dienende, an sich bradoxydable Material durch die vom lebensthätigen Protoplasma erregten Bewegungszustände seiner Moleküle und Atome befähigt wird, das Sauerstoffmolekül zu spalten. Dem Wesen der Sache nach legt Detmer[3]) die Entwickelung der Sauerstoffaffinitäten, ebenso wie ich es früher that,[4]) in einen Dissociationsprozess, welcher mit Entziehung des Sauerstoffs fortdauert und so die Ursache der intramolekularen Athmung wird. Während ich dahin gestellt sein ließ, welcher Art dieser Dissociationsprozess sei, und auf eine Zertrümmerung von Eiweißstoffen als auf eine Möglichkeit hinwies, sucht Detmer in der Zertrümmerung von Eiweißstoffen das Wesentliche dieser Dissociation, in welcher das neben dem stickstoffhaltigen Materiale entstehende stickstofffreie Produkt der den molekularen Sauerstoff zerspaltende und überhaupt zu weiterem Zerfallen geneigte Körper sein soll.

Im Grunde genommen gehen auch Hoppe-Seyler, sowie Nencki und Sieber in den schon erwähnten Theorien (p. 678) von einer im Organismus geschaffenen Autoxydation aus, welche, indem sie nur ein Atom des neutralen Sauerstoffs beschlagnahmt, das andere Atom befähigt, im Entstehungszustand weitere kräftige Oxydation auszuführen. Lässt man an Stelle dieses so aktivirten Sauerstoffs Wasserstoffsuperoxyd treten, welches bei Gegenwart gewisser pflanzlicher Stoffe ein tüchtiges Oxydationsmittel ist, so ist das Prinzip von Reinke's[5]) Theorien gekennzeichnet, welche eine Verbrennung des den Sauerstoffeingriff bedingenden, autoxydablen Körpers

1) Wasserstoffsuperoxyd ist zwar für sich kein kräftiges Oxydationsmittel, wird aber zu einem solchen, wie Schönbein (Journal f. prakt. Chemie 1868, Bd. 105, p. 214) nachwies, z. B. durch die Gegenwart von Platinmohr oder von pflanzlichen Stoffen, welche in dem wässrigen Auszug von Samen und vielen anderen Pflanzentheilen enthalten sind. Unter Vermittlung dieser, nicht aber für sich, vermag Wasserstoffsuperoxyd Guajaktinktur und Jodkaliumstärke zu bläuen.

2) Schmiedeberg (Archiv f. experiment. Pathol. u. Pharmakolog. 1881, Bd. 14, p. 298) lässt gleichfalls durch einen besonderen Einfluss im lebenden Organismus den Eingriff des molekularen Sauerstoffs zu stande kommen, ein Eingriff, den er nach Analogie gewisser synthetischer Prozesse verwirklicht denkt, wie im Näheren in der citirten Abhandlung zu ersehen ist.

3) Jahrb. f. wiss. Botanik 1879—81, Bd XII, p. 284. Lehrbuch der Pflanzenphysiol. 1883, p. 284.

4) Wesen und Bedeutung der Athmung in Landwirthschaftl. Jahrbüchern 1878, VII, p. 808, 818.

5) Bot. Ztg. 1883, p. 97.

annimmt und das bei der Autoxydation entstehende Wasserstoffsuperoxyd auf bradoxydable Stoffe oxydirend wirken lässt.

Soweit es sich nur um das Prinzip handelt, schließt sich Reinke's Theorie den allgemeinen Erörterungen über Autoxydation als Ursache der Athmung an, dagegen vermag ich nicht den Anschauungen dieses Forschers beizustimmen, welche sich auf Präcisirung der die Athmung verursachenden autoxydablen Stoffe und die Einschränkung der Oxydation auf die peripherische Zone des Protoplasmas beziehen.

Hinsichtlich des ersten Punktes geht Reinke von der Thatsache aus, dass in lebenden Zellen vielfach Stoffe vorkommen, welche nach dem Tode an der Luft Sauerstoff aufnehmen und diese Oxydation unmittelbar vor Augen führen, wenn damit farbige Produkte entstehen.[1]) Diese Stoffe sollen nun in der lebenden Zelle das Sauerstoffmolekül zerspalten, also die Ursache der Athmung sein. Die Oxydation aber bleibt nach Reinke auf eine peripherische Zone des Protoplasmas, welcher fortwährend das autoxydable Material zugeführt wird, beschränkt, weil schon in dieser Zone aller Sauerstoff konsumirt wird. Letztere Annahme aber ist widerlegt, sobald sich Verbreitung des molekularen Sauerstoffs durch die ganze Zelle nachweisen lässt. Trifft dieses zu, so sind die mit dem Tode sich oxydirenden Stoffe nicht die Ursache der Athmung und beide Voraussetzungen in Reinke's Theorie sind unhaltbar.

Allgemeinheit von Reinke's Theorie kann von vornherein nicht beansprucht werden, denn in grünen Pflanzen, in welchen während der Kohlensäurezersetzung im Licht jedes Chlorophyllkorn eine fortwährende Sauerstoffquelle ist, lehrt die Sauerstoffausgabe die Existenz von gelöstem Sauerstoff innerhalb der Zelle. Sind aber in grünen Zellen — und ich zweifle nicht daran — gleichfalls Stoffe vorhanden, welche erst nach dem Tode Sauerstoff aufnehmen, so muss diese Aufnahme während des Lebens durch die besonderen, in der lebendigen Zelle gebotenen Verhältnisse verhindert sein. Die Oxydationsfähigkeit nach dem Tode erlaubt also dann nicht, auf das Verhalten im Leben zu schließen, und diese Erwägungen, im Vereine mit der wesentlichen Identität des Athmungsprozesses in chlorophyllführenden und chlorophyllfreien Zellen, sprechen gegen Reinke's Hypothese. Aber auch die alleinige Rücksichtnahme auf chlorophyllfreie Zellen lässt die Unhaltbarkeit dieser Hypothese darthun.

Wäre Reinke's Annahme richtig, so könnte unmöglich die Ausgiebigkeit der Athmung von der partiären Pressung des Sauerstoffs in so weiten Grenzen unabhängig sein, dass der Regel nach gleichviel Kohlensäure in reinem Sauerstoff und in einem nur 10 Proc. von diesem Gase führenden

1) Näheres bei Reinke, l. c. p. 95. Vgl. auch C. Kraus (Bericht d. Bot. Gesell. 1883, I, p. 211).

Luftgemisch gebildet wird. Denn wenn in der Zeiteinheit zehnmal soviel Sauerstoffmoleküle an die Zelle prallen, muss in jedem Falle in diese mehr Sauerstoff gelangen [1]) und eine Steigerung der Kohlensäureproduktion wäre die nothwendige Folge, wenn die Regulation der Athmung von der Sauerstoffzufuhr abhinge.

Ferner muss in den allseitig von lückenloser Epidermis umkleideten Geweben der Sauerstoff durch die Zellen der Oberhaut hindurch seinen Weg ins Innere nehmen, sei es nun, dass ihm hier Intercellularen zu weiterer Verbreitung zur Verfügung stehen oder dass er, wie oft in embryonalen Geweben, sich von Zelle zu Zelle in gelöster Form bewegen muss. Da durch Wanderung innerhalb der Zellwände eine genügende Versorgung der Binnenzellen mit Sauerstoff gewiss nicht denkbar ist, muss der Weg durch die Zellen hindurch führen, welche demgemäß jederzeit mehr Sauerstoff enthalten, als sie im Athmungsprozess konsumiren. Die genügende Versorgung von Binnenzellen mit Sauerstoff folgt aber, abgesehen von dem Ausbleiben der intramolekularen Athmung bei Luftzufuhr, aus der Realität der vom Sauerstoff abhängigen Thätigkeit, die sich in Wachsthum, Strömungen des Protoplasmas [2]) u. s. w. zu erkennen giebt. Nach diesen Erwägungen ist nicht zu zweifeln, dass molekularer Sauerstoff, unter normalen Verhältnissen, sich sowohl im Protoplasma als im Zellsaft findet, und ein unmittelbares Argument lässt sich auch aus dem Vorkommen von Organismen im Innern von Zellen entnehmen. So hatte ich einmal Gelegenheit, in der Zelle einer Vaucheria [3]) ein Räderthier zu beobachten, dessen Wimperapparat thätig blieb, wenn auch die Vaucheria im Dunkeln gehalten wurde. Zu dieser Wimperthätigkeit gehört aber nachweislich Zufuhr von freiem Sauerstoff.

Die Athmung wird also, wie nicht anders zu erwarten, nicht durch den Sauerstoffvorrath, sondern durch die den Sauerstoffeingriff bedingenden Affinitäten regulirt, und indem diese mit ihrem Auftreten unter normalen Verhältnissen sogleich ihre Befriedigung finden, vermag eine vermehrte Zufuhr von Sauerstoff die Athmungsthätigkeit nicht zu steigern. Welcher Art die Bedingungen für die Zerspaltung des molekularen Sauerstoffs sind, ist freilich unbekannt, in den erst mit dem Tode Sauerstoff aufnehmenden Körpern [4]) können wir aber nicht die Ursache der Athmung suchen, da diese

1) Zu einer durch den Sauerstoffvorrath regulirten Aufnahmefähigkeit wird man wohl nicht seine Zuflucht nehmen wollen.

2) Die Basalzellen der Haare von Momordica elaterium bieten z. B. zuweilen Zellenkomplexe, in denen eine rings umschlossene Zelle die Protoplasmaströmung so lebhaft zeigt, wie in den umschließenden Zellen.

3) Dieses Vorkommen ist öfters beobachtet. Vgl. Hofmeister, Pflanzenzelle 1867. p. 77 und die dort citirte Literatur. — Auch das Vorkommen und Wachsen anderer Parasiten im Innern von Zellen ist hier zu erwähnen.

4) Da es sich hier der Regel nach um geringe Stoffmengen und demgemäß um eine geringe Menge Sauerstoff handeln wird, kann es nicht überraschen, dass bei Aufenthalt getödteter Pflanzen in Luft gasometrisch eine Abnahme des Sauerstoffs nicht bemerkt wurde.

Stoffe sich in der lebenden Zelle bis zu einem gewissen Grade anhäufen und solches bei Gegenwart von freiem Sauerstoff vermögen, weil sie durch diesen nicht sogleich oxydirt werden.

Es ist natürlich eine Aufgabe der Physiologie, zu ergründen, warum diese Stoffe sich mit dem Tode anders verhalten; überraschen aber kann diese Thatsache nicht, denn die Lebensthätigkeit verhindert ja überhaupt die mit dem Tode eintretenden Umsetzungen und unverändert erhält man auch nicht beim Auspressen den an sich leblosen, mit Bestandtheilen des Protoplasmas sich mischenden Zellsaft. Dass auch in letzterem während des Lebens besondere Dispositionen bestehen, lehrt, außer der Nichtoxydation der fraglichen Stoffe, u. a. das Verhalten des Inulins, das in der lebenden Zelle in großer Menge gelöst ist, mit dem Tode aber sich ausscheidet.

Welcher Art auch thatsächlich die den Sauerstoffeingriff bedingenden Verhältnisse sein mögen, sofern nur durch die im Protoplasma gebotenen Bedingungen der oxydirende Eingriff des molekularen Sauerstoffs verursacht wird, ist der Voraussetzung genügt, welche wir hinsichtlich der Ursache der intramolekularen Athmung und des genetischen Zusammenhangs dieser mit der normalen Athmung machten.

XIII.

Ueber den Einfluss hoher Sauerstoffspannung auf die Kohlensäureausscheidung einiger Keimpflanzen.

Von

W. Johannsen,

Assistenten am Carlsberg-Laboratorium, Kopenhagen.

Mit einem Holzschnitt.

»L'augmentation de la pression barométrique n'agit qu'en augmentant la tension de l'oxygène . . .«
Paul Bert.

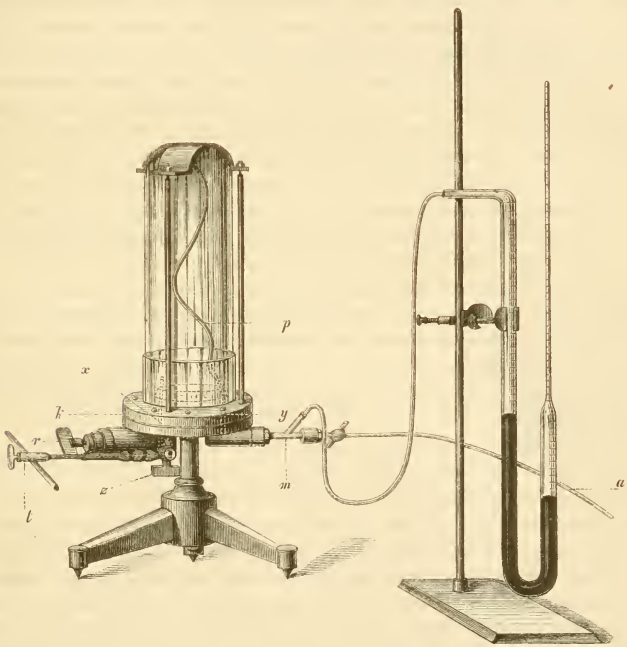
Methode und Fehlerquellen.

Um die aus den Versuchspflanzen produzirte Kohlensäure zu bestimmen, wurde ein Strom kohlensäurefreier Luft, resp. Sauerstoff durch den Pflanzenbehälter in mit Barytwasser versehene Pettenkofer'sche Absorptionsröhren geleitet. Bei Versuchen ohne künstlichen Druck wurde als Pflanzenbehälter ein unten etwas eingeengtes und tubulirtes Cylinderglas (»Waschröhre«), etwa 200 ccm fassend, benutzt.[1]) Bei Druckversuchen diente ein schon früher von Herrn Professor Pfeffer für derartige Untersuchungen konstruirter Apparat, von Herrn Universitätsmechaniker Albrecht in Tübingen hergestellt. (vergl. Fig.)

Eine circa 370 ccm fassende Glasglocke p mit ungefähr 15 mm dicker Wandung, unten in einer Messingfassung sorgfältig eingekittet und — wie es die Figur zeigt — in dieser Fassung festgehalten, bildete den eigentlichen Behälter. Dieser obere Theil des Apparates war mit einem zwischengelegten, eingefetteten Ring einer Art Kautschuckpappe, auf den massiv-metallenen Untertheil festzuschrauben. Letzterer war mit den

1) Vgl. die Figur in diesem Heft p. 637 und die daselbst gegebene nähere Beschreibung.

nöthigen Durchbohrungen u. s. w. für Zu- und Ableitung der Luft versehen. In der Figur ist r ein Kegelventil, welches die eine Durchbohrung (x) ganz zu verschließen im stande ist. Wenn r offen ist, kann x durch den Zweiweghahn z entweder direkt mit der äußeren Luft, oder durch die gläserne T-Röhre (t) mit einer der (hier nicht abgebildeten [1]) Barytröhren communiciren. Das Kegelventil erlaubt eine sehr feine Regulirung des passirenden



Luftstroms. Dieser kommt durch die enge Bleiröhre a, das mit dem Manometer verbundene Zwischenstück m und die Durchbohrung y in den Behälter hinein. Vorher wurde die Kohlensäure, durch Absorption in einer mit kalidurchtränkten Bimssteinstücken versehenen, starkwandigen, U-förmigen Glasröhre entfernt. In diesem U-Rohr waren einerseits das Bleirohr a, andererseits ein zweites, das zum später beschriebenen Luftreservoir führte, mittelst Siegellack fest und dicht eingesetzt. In jeder der Durchbohrungen x und y wurde oben eine kleine, abgeschliffene Messingröhre eingesetzt, welche also etwas in die Glocke hinaufragte. Bei y war ein bis zum Boden

1) Vgl. die Figur p. 637.

der Glocke reichender, schmaler Kautschuckschlauch (p) über das Röhrchen gezogen. Auf diese Weise wurde die Luft oben hinein und unten hinaus geleitet.

Die Beschickung des Apparates bedarf wohl keiner näheren Beschreibung. Durch eine festgeklemmte, durchlöcherte Korkplatte wurden die Versuchsobjekte gehindert, beim Umstülpen der Glocke herunterzufallen. Ein cylindrischer Glasklotz (Stöpseltheil), welcher zwischen die Röhrchen bei x und y gelegt wurde, füllte einen Theil des »todten Raumes«, und diente zugleich als Träger der Korkplatte, wenn dieselbe bei hohem Drucke im Apparate verkleinert wurde und deshalb sich nicht festhalten konnte.

In den zusammengestellten Apparat wurden mittelst einer Pipette etwa 5 ccm Wasser durch z und x hineingeblasen. Das Wasser ließ die Luft mit der Zusammenfügungsstelle nicht in Berührung kommen. Hierdurch war einmal die Dichtung viel verbessert, und zweitens die unmittelbare Wirkung der komprimirten Luft (Sauerstoff) auf das Schmierfett ($^1/_4$ weißen Wachs + $^3/_4$ Schmalz) verhindert. Das Wasser trug ferner dazu bei, genügende Feuchtigkeit im Apparate zu erhalten, wie dies ja bekanntlich von Wichtigkeit ist. Für diesen Zweck war auch der eingangs erwähnte Behälter stets unten mit einer Schicht Wasser versehen. Übrigens wurden die Objekte immer sehr nass in die Behälter gebracht, und waren stets in ähnlichem Zustande beim Schluss der Versuche. Es muss auch erwähnt werden, dass die Keimlinge ohne Glaswolle etc. stets rein in die Behälter gebracht wurden.

Das Bleirohr a war in einer Länge von etwa einem Meter spiralig aufgerollt, und stand während der Versuche in Wasser, wie das Lokal temperirt. Die Erwärmung durch Kompression der Luft verliert dadurch alle Bedeutung für die Versuche. Denn nur die während der anfänglichen Kompression im Behälter sich entwickelnde Wärme kann auf die Objekte einwirken. Mitunter, in den späteren Versuchen mit Mais, wurde die durch Kompression erwärmte Luft durch einen einige Minuten fortgesetzten Strom temperirter, komprimirter Luft sofort ausgetrieben. Die während des Versuches im Behälter vorkommenden kleineren Druckschwankungen können hier keine Bedeutung haben.

Die Temperatur im Lokal war während der Einheizungsperiode ziemlich leicht zu reguliren. Später wurde in einem gegen Norden liegenden Zimmer gearbeitet; in den Versuchszeiten war fast immer hinlängliche Temperaturkonstanz. Untertauchen in Wasser, wodurch die Handhabe des Apparates erschwert und andere Unannehmlichkeiten, sowie Schädigung des Apparates entstanden wären, konnte deshalb entbehrt werden.

Bei gewöhnlichem Druck wurde der Luftstrom durch einen sehr einfachen Aspirator, einen mit Wasser gefüllten Säure-Ballon, hervorgerufen. Eine Mariotte'sche Flasche ist hier nicht nothwendig. Die Ausflussgeschwindigkeit des Wassers wurde durch einen Glashahn regulirt, und

hiermit auch der Luftstrom.[1]) Die Luft muss natürlicherweise mit einer möglichst konstanten Geschwindigkeit durch den Apparat gehen, besonders wenn die Versuchszeiten kurz sind.[2])

In fast allen Versuchsreihen wurden zwei oder mehrere Parallelbestimmungen unmittelbar nach einander vorgenommen. Durch die mit einem schräg durchbohrten Hahn versehene gläserne *T*-Röhre (*t*) war der Behälter mit zwei Barytröhren verbunden, und sodann eine plötzliche Umleitung des Luftstroms ermöglicht. Während der Strom durch die eine Röhre ging, wurde die andere entleert u. s. w. Weil der Widerstand gegen den Luftstrom in den verschiedenen Röhren etwas verschieden ist, — je nach der »Höhe« des Barytwassers, den Oeffnungen der Zuleitungsröhren u. s. f. — so wird sich die Stromgeschwindigkeit bei der Umleitung fast immer etwas ändern. Die Regulirung hat jedoch keine große Eile, es muss nur in den letzteren Perioden der Durchleitung die Geschwindigkeit dieselbe wie ursprünglich sein. Bei den Druckversuchen war — wegen des großen Überdrucks — solche Nachregliruung nicht nöthig.

---

1) Näheres hierüber in diesem Heft S. 641.

2) Ist der »todte« — d. h. der mit Luft erfüllte — Raum des Behälters = *v*. Vol., und passiren in der Zeiteinheit *a* Vol. Luft, so müssen, sobald der Gleichgewichtszustand eingetreten ist, die *v* Vol. des todten Raumes $\frac{v}{a}$ der in der Zeiteinheit producirten (als konstant vorausgesetzten) Kohlensäuremenge (*C*) enthalten. Wird nun die Geschwindigkeit so verändert, dass in der Zeiteinheit *b* Vol. Luft durchgehen, so wird, bei eingetretenem »Gleichgewichte«, der todte Raum $\frac{v}{b}$ *C* enthalten. Eine solche nicht wieder zurückgehende Geschwindigkeitsänderung während eines Versuches wird erstens veranlassen, dass die gefundene Kohlensäuremenge um $C\left(\frac{v}{a} - \frac{v}{b}\right)$ zu groß (resp. zu klein) wird. Dieser Fehler hat aber bei einer Versuchsdauer von z. B. einer Stunde fast gar keine Bedeutung, selbst bei sehr schlechter Regulirung. Um nun aber den thatsächlich sehr großen Einfluss einer schlechten Regulirung (vergl. z. B. Versuche XX b, S. 702) zu verstehen, wird wohl ein zweiter Umstand in Betracht zu ziehen sein, nämlich die bekanntlich ziemlich große (von mir nicht näher ermittelte) Kohlensäure-Absorption der Objekte (und des Wassers). Mit steigender, resp. fallender Stromgeschwindigkeit sinkt, resp. steigt, die Partiärpressung der Kohlensäure im todten Raume, und dies wird wohl den Keimpflanzen Veranlassung geben, eine entsprechende, kaum unbedeutende Kohlensäuremenge abzugeben, resp. aufzunehmen. Schließlich ist die Möglichkeit einer nicht beabsichtigten Absorption von Kohlensäure durch Diffusion in die für die Luftreinigung eingeschaltete Kaliröhre zu erwähnen; eine solche würde durch die Stromgeschwindigkeit in hohem Grade beeinflusst sein. Diese Absorption ist jedoch leicht durch hinreichende Länge der Bleiröhre (*a*) auszuschließen oder sehr herabzusetzen. Dass die Stromgeschwindigkeit als solche — jedenfalls innerhalb der hier in Betracht kommenden Grenzen — ohne Einfluss auf die Kohlensäureproduktion ist, darf als gegeben angesehen werden. Vergl. auch hierüber Borodin, Untersuchungen »über die Pflanzenathmung in Mémoires de l'académie imp. des sciences de St.-Pétersbourg VII. série T. 28, Nr. 4, 1881. p. 17, 23 u. 31 (des Sep.-Abdr.), sowie Bonnier und Mangin, Annales des sciences nat. T. 18. 1884. p. 305—306.

Das Tübinger Leitungswasser steht unter hohem Druck, etwa 6—7 Atmosphären, und diente deshalb zur Kompression der Luft in einem kupfernen, mit Wasserstandsrohre versehenen Windkessel. Dieser fasste ca. 1,2 Liter und hatte zwei obere und zwei untere Oeffnungen, alle mit Hähnen verschließbar. Die unteren Oeffnungen waren für Zu- resp. Ableitung des Wassers bestimmt; die eine der oberen konnte mit der Luft oder mit einem Gasometer verbunden werden, die zweite mittelst eines Bleischlauches mit der erwähnten *U*-Röhre, aus welcher das Bleirohr *a* nach dem Behälter führte.

Wenn bei den vergleichenden Versuchen ohne Druck gearbeitet wurde, saugte der Aspirator die Luft durch den ganzen Apparat. Die ausfließende Wassermenge diente als Maß für den Luftstrom. Bei Anwendung von Druck wurde der Aspirator meistens entfernt, und durch einen Experimentirgasmesser von Elster in Berlin der Luftstrom gemessen.[1] Die Regulirung geschah bei den Druckversuchen allein durch das Kegelventil (*r*).

Der Windkessel erlaubte nicht einen konstanten Druck im Pflanzenbehälter einzuhalten, deshalb geschah die Luftzufuhr stoßweise, jedoch so, dass der Druck im Behälter sehr regelmäßige Schwankungen zeigte — bei den Versuchen mit stärkeren Pressungen höchstens $^1/_4$ Atmosphäre, bei den niederen viel weniger. Sobald der Druck nach einer Luftzufuhr allmählich wieder bis zum ursprünglichen Stande gefallen war, wurde aufs neue Luft zugeführt. Es geschah dies etwa jede $^1/_2$ Minute.[2] Wenn der Windkessel — ungefähr alle 20 Minuten — wieder mit Gas gefüllt werden sollte, trat in der Luftzufuhr eine Pause von 1—1 $^1/_2$ Minuten ein. Es spielt dieser Umstand gewiss keine Rolle; die gute Übereinstimmung der Parallelversuche zeigt darauf hin. Vor dem Anfang einer Versuchsreihe muss man die nöthigen Absorptionsröhren zum Einschalten ganz fertig haben; alsdann kann man fast ohne Hülfe auskommen. Das eben geschilderte Arbeiten wird bald eingeübt, ist aber mehrere Stunden hindurch etwas ermüdend.

Gegen Schluss des Semesters wurde mit einer neuen Kompressionspumpe operirt; als Luftreservoir diente nun, statt des Windkessels, ein ähnlicher Apparat wie der Behälter (Fig.), wie dieser mit Kegelventil versehen. Bei hohem Überdruck in diesem Reservoir ließ sich ohne große Mühe ein fast konstanter Luftdruck im Pflanzenbehälter einhalten. Die Arbeit wurde überhaupt dadurch sehr viel leichter gemacht. Leider zeigte die Pumpe einige Mängel, welche mehrere angefangene Versuche mit sehr

---

1) Vgl. dieses Heft p. 641.

2) Wenn der todte Raum = 200 ccm gesetzt wird, und in der Minute 50 ccm Luft, also 3 Liter per Stunde (unter gewöhnlichem Druck gemessen) aus dem Behälter strömen, so hat man pr. Minute eine Druckverkleinerung von $^{50}/_{200} = ^1/_4$ Atmosphäre. Gewöhnlich wurde neue Luft jede $^1/_2$ Minute zugeführt, und weil ferner — wie aus den Versuchsdetails zu ersehen — der Luftstrom sehr häufig langsamer war, so wurden auch die Druckvariationen bedeutend kleiner.

hohem Drucke verunglücken ließ, und dadurch einen unangenehmen Zeitverlust gaben.

Die chemischen Arbeiten müssen noch erwähnt werden. Der benutzte Sauerstoff wurde aus chlorsaurem Kali, mit Mangansuperoxyd [1]) gemischt, entwickelt, durch Natronlauge gewaschen, und im Gasometer mit Kalk- oder Barytwasser aufbewahrt. Dem aus Zink und Schwefelsäure dargestellten, durch Kalipermanganat gewaschenen Wasserstoff wurde dieselbe Aufbewahrung zu Theil. Die Bestimmung der in den Baryt-Absorptionsröhren fixirten Kohlensäure geschah indirekt, durch Titriren des Barytüberschusses, ähnlich wie bei Pettenkofer [2]). Es wurden jedoch Salzsäure und, als Indikator, Phenolphtalein benutzt. Die Säure war auch hier so titrirt, dass 1 ccm 1 Milligramm Kohlensäure entsprach, d. h. in 1 Liter 1,659 Chlorwasserstoff enthielt. Das für die Absorption benutzte Barytwasser erhielt ich durch Verdünnung einer gesättigten Lauge, bis 25 ccm von 90—100 ccm der Säure neutralisirt wurden. Es wurde in einer unten tubulirten Flasche mit üblichem Natron-Verschluss aufbewahrt. Jede der langen Pettenkofer'schen Absorptionsröhren erhielt 90 ccm [3]) Barytwasser, durch welches die aus dem Behälter kommende Luft als kleine Blasen hindurchperlen sollte. Wenn die Durchleitung beendigt war, wurde der Inhalt nach kräftigem Durchschütteln in schmale, mit dicht schließenden Kautschukstöpseln versehene Cylindergläser ausgeleert, und gewöhnlich, behufs Absetzen des Niederschlags, bis zum nächsten Tage hingestellt.

Mittelst einer sowohl unten als oben mit Marke versehenen Pipette wurden aus der so geklärten Flüssigkeit 25 ccm [4]) in ein Becherglas geführt,

---

1) Bei der Ausarbeitung dieser Abhandlung finde ich in Compt. rend. T. XCVIII, p. 1520 die Untersuchungen von Schützenberger über die »Occlusionserscheinungen«. Ob das bei Anwendung des erwähnten Gemisches im Sauerstoff »occludirt« vorhandene Chlor einen Einfluss auf meine Versuchsresultate gehabt hat, wage ich nicht zu entscheiden. Kontrollversuche, z. B. mit Sauerstoff aus reinem chlorsaurem Kali, sind hierfür nöthig. Vergl. hier auch die Bemerkung Saussure's (Recherches chimiques p. 94).

2) Abhandlungen d. math. phys. Classe d. k. bayr. Akad. d. Wiss., Bd. 9, 1862, p. 257. Vergl. auch dieses Heft p. 643.

3) Ein Theil der Röhren war zu klein, um 100 ccm zu fassen, und der Gleichmäßigkeit wegen wurde immer dieselbe Menge benutzt. Hinter den Röhren war selbstverständlich eine Baryt-Kontrollflasche.

4) Kleine Ungenauigkeiten beim Abmessen des Barytwassers für die Absorptionsröhren sind bedeutungslos, indem selbst ein Fehler von 1 ccm das Resultat nur $^1/_{90} = 1{,}1\%$ verändert. Mit desto größerer Genauigkeit muss beim Abmessen des geklärten Barytwassers für die Titrirung gearbeitet werden, indem hier eine Ungenauigkeit von $^1/_{10}$ ccm einen Fehler von bis 1,44 Milligramm CO_2 geben kann. Wenn mit derselben Pipette (selbst wenn diese nicht ganz genau ist) immer in gleicher Weise gearbeitet wird, erhält man jedoch vorzügliche Übereinstimmung der hier immer vorgenommenen zwei bis drei Titrirungen derselben Probe.

in welchem der Indikator (stets in gleicher Menge) und ein Theil (gew. 50 ccm) der titrirten Säure einer Bürette sich schon befanden. Darauf wurde aus der Bürette die zur Neutralisation erforderliche Säure möglichst schnell zugeführt[1]). Die Differenz zwischen der Anzahl der Cc. Säure, erforderlich um das Barytwasser vor und nach der Kohlensäureabsorption zu neutralisiren, giebt, mit $^{90}/_{25}$ multiplicirt, die Kohlensäuremenge in Milligramm an.

Bei sämmtlichen Versuchen wurden die Pflanzen im Dunkeln gehalten. Dieses wurde erreicht durch Bedeckung des Behälters mit einem cylindrischen Hut aus schwarzem Eisenblech, der zugleich als Schutzmittel bei einer eventuellen Explosion dienen sollte, resp. durch Umwickeln von schwarzem Papier.

Versuche und Resultate.

Den eigentlichen Versuchen müssen die Vorversuche vorangehen. Beim Durchleiten von Luft, resp. Sauerstoff unter verschiedenem Drucke u. s. w. erhielt ich nur eine ganz minimale Trübung des Barytwassers in den Absorptionsröhren. Dagegen wird namentlich während der Ausleerung der Röhren eine nicht ganz unbedeutende Kohlensäuremenge absorbirt, etwa $^1/_4$ bis gegen $^3/_4$ Milligramm. Weil diese Fehlerquelle jedoch bei gleichartiger Manipulation und innerhalb jeder Versuchsreihe ziemlich konstant sein wird, so verliert sie sehr an Bedeutung bei gleichartigen Versuchszeiten, und hier, wo es sich nur um relative Werthe handelt. Ich habe deshalb keine Korrektion eingeführt; die gefundenen procentischen Unterschiede würden durch eine solche um eine Spur vergrößert werden.

---

1) Anfangs titrirte ich mit Erdmann's Schwimmer. Später habe ich bei der Ablesung die Kjeldahl'sche Modifikation der schwarz-weißen Platte von Mohr (vergl. Titrirmethode 5. Aufl. 1877 p. 15, Fig. 21) benutzt. An jeder Seite der Mohr'schen Papierplatte wird ein Theil des Weißen abgeschnitten, bei genauer Verfolgung der »Grenzlinie«. Darauf wird die Platte um die Bürette gebogen, so dass aus der »Grenzlinie« ein Cirkel gebildet wird. Man hat also einen Cylindermantel hergestellt, dessen oberer Theil nicht ganz um die Bürette reicht, sondern Ablesung erlaubt. Diese wird so ausgeführt: Der kleine Apparat wird mit der »Grenzlinie« dicht unter dem Meniskus eingestellt, wobei dieser sich tief schwarz zeigt. Das Auge wird so gehalten, dass man hinten durch die Bürette gerade die Grenzlinie sieht, d. h. der Blick ist senkrecht gegen die Bürette gerichtet. Die Ablesung ist schnell und vorzüglich scharf. Es ist praktisch, zwei solche Papierkappen anzuwenden; die eine ist dicht unter dem Nullpunkt fixirt, die zweite verschiebbar.

Es wurde nun versucht, wie lange der möglichst konstant gehaltene Luftstrom durch den mit Pflanzen versehenen Apparat passiren musste, um ihn »einzustellen«, d. h. wie viel Zeit erforderlich war, um der Luft im Behälter die erforderliche konstante Zusammensetzung u. s. w. zu geben. Selbst wenn der Apparat $^1/_2$ Stunde ruhig gestanden hatte, war höchstens $^1/_2$ Stunde nothwendig, um dies zu erreichen, wenn die Stromgeschwindigkeit ca. 3 Liter pr. Stunde war.

In die Glasglocke wurde eine Schicht Paraffin längs der Wand eingegossen, und so der Raum bis 150 ccm verkleinert, um eine schnellere Einstellung zu erreichen. Gelang dieses auch, so wurde doch diese Zusammenstellung fallen gelassen, namentlich weil mit der geringeren Zahl der Keimlinge die erhaltenen Kohlensäuremengen natürlich in demselben Maße verkleinert wurden. Nur Ordnungs halber ist die Sache erwähnt, indem einige der ersten Versuche mit dem modificirten Apparat vorgenommen sind. Es ist dies jedesmal speciell angegeben.

Durch verschiedene Versuche wurde gezeigt, dass die sogenannte »große Periode« — d. h. hier die allmähliche Vergrößerung der Kohlensäureausscheidung der jungen Keimpflanzen, als Folge der fortdauernden Weiterentwickelung derselben — keinen störenden Einfluss ausübte, selbst wenn die Versuche mehrere Stunden in Anspruch nahmen [1]).

Weil ferner die Parallelversuche im Allgemeinen gut übereinstimmen, kann von der Periode fast ganz abgesehen werden. Bei Besprechung einiger Wärme-Versuche wird für einige hierher gehörige Bemerkungen der Platz sein. (Vergl. Seite 708.)

Nach diesen Orientirungen können die Versuche geschildert werden. Bei der befolgten Methode hatte ich, wie schon Rischavi [2]), Pedersen [3]), Wilson [4]) u. a., den Vortheil, die gleichen Objekte innerhalb der einzelnen Versuchsreihe benutzen zu können. Als Material haben Keimpflanzen von Erbsen, Mais und Sonnenblumen (H. annuus) gedient. Die Samen wurden in Sägemehl zum Keimen gebracht, die Erbsen nach 24-stündigem, die Helianthussamen nach 24—48-stündigem, und die Maiskörner nach 2—3-tägigem Einweichen in häufig erneutem gew. Leitungswasser. Das Einweichen sowie die Keimung geschahen im Versuchslokal, also bei ungefähr denselben Temperaturbedingungen, wie die Versuche selbst. Es ist dies eine gewiss nicht unwichtige Vorsichtsmaßregel (vergl. auch Seite 709). Wenn die Wurzeln eine Länge von etwa 3,5—5 cm erreicht hatten, wurden die Pflänzchen für die Versuche benutzt, nachdem sie sorgfältig ausgesucht und in Wasser gut gereinigt waren. Es wurden also ziemlich junge

1) Vergl. außer diesem Heft p. 641 auch Bonnier u. Mangin l. c. p. 299—301.
2) Landw. Versuchsstationen, Bd. 19, 1876, p. 321.
3) Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet, Bd. I, p. 86.
4) Flora 1882, p. 93 und dieses Heft.

Keimpflanzen benutzt, an denen die erwähnte Periode a priori gefährlich erscheinen könnte. Ältere Pflanzen, die viel schwieriger unbeschädigt in den Apparat gebracht werden könnten, würden aber leicht Fehler dadurch gegeben haben, dass abgebrochene Theile ziemlich bald ihre Kohlensäureproduktion verkleinern[1] würden.

Die Versuche sind nicht in chronologischer Reihenfolge zusammengestellt, sondern, der Übersicht wegen, nach den Pflanzenarten und den Versuchsbedingungen geordnet. Wenn nichts anderes angegeben, sind die Versuche mit dem Druckapparate vorgenommen.

Versuch I. (Paraffin im Behälter).

Material: Keimlinge aus großen Erbsen.

Medien: Luft und Sauerstoff, beide unter gewöhnlichem Druck[2].

Temperatur fast konstant 21° C.; Dauer der Einzelversuche (1—4) je $^1/_2$ Stunde.

Geschwindigkeit des Gasstromes zwischen 3 und 2,9 Liter pr. Stunde schwankend.

Einstellungszeiten ca. $^1/_2$ Stunde. Verdrängung der Luft, resp. des Sauerstoffs zwischen 1 und 2, und zwischen 3 und 4 mittelst Durchleitung des anderen Gases.

1. Luft : 7,6 mg Kohlensäure
2. Sauerstoff: 7.2 » »
3. Sauerstoff: 7.6 » »
4. Luft : 7,4 » »

Im Durchschnitt: Luft 7,5, Sauerstoff 7,4, also kein Unterschied.

Versuch II.

Keimlinge aus kleinen Erbsen.

Gew. Luft mit Luft unter 2 Atmosphären verglichen.

Temperatur um 21° schwankend, etwa $^1/_2$° niedriger in 3 und 4, als in 1 und 2.

Geschwindigkeit des Luftstromes[3] zwischen 3,1 und 3,2 Liter schwankend.

Dauer der Einzelversuche $^1/_2$ Stunde.

Nachdem der Apparat 20 Minuten in Ruhe gestanden, wurde zur Einstellung $^1/_2$ Stunde benutzt.

1. in Luft, 1 Atmosphäre: 22,0 mg CO_2
2. » » 1 » 22,8 » »

Die Luft wurde nun auf 2 Atmosphären comprimirt, der Apparat 20 Minuten in Ruhe gestellt; Einstellung $^1/_2$ Stunde.

1) Vergl. hier, außer Borodin l. c. p. 1, auch bez. der Sauerstoffaufnahme Wolkoff u. Mayer, Landw. Jahrbücher, Bd. 3, p. 481 ff.

2) Der mittlere Luftdruck in Tübingen beträgt ungefähr 740 mm.

3) Die den Apparat passirende Luft ist stets unter gew. Druck gemessen. Die Angaben sind immer pr. Stunde berechnet.

3. Luft, 2 Atm.: 20,8 mg CO_2
4. » 2 » 21,2 » »

Im Durchschnitt: Luft 1 Atm.: 22,4, Luft 2 Atm. 21,0 (Diff.: 6 %.)

Versuch III.

Paraffin im Apparate. 167 St., 57 Gramm Keimlinge kleiner Erbsen.
Luft 1 Atm., mit Sauerstoff 1 Atm., und Sauerstoff 5 Atm. verglichen.
Temperatur ziemlich konstant 21°. Luftstrom 3 Liter. Dauer der Einzelversuche $^1/_2$ Stunde.
Einstellung mit Luft $^1/_2$ Stunde.

1. Luft, 1 Atm.: 11,0 mg CO_2.

Verdrängung der Luft mit Sauerstoff; $^1/_2$ Stunde Einstellung.

2. Sauerstoff, 1 Atm.: 11,7 mg CO_2.

Nachdem der gewünschte Druck erreicht war, $^1/_2$ Stunde Einstellung.

3. Sauerstoff, 5 Atm.: 10,1 mg CO_2.

Der Druck durch Ausblasen aufgehoben; Verdrängung des Sauerstoffes durch zweimalige Compression mit Luft. Einstellung $^1/_2$ Stunde.

4. Luft, 1 Atm.: 14,2 mg CO_2.

Dieser wenig gut ausgeführte Versuch wird nur erwähnt, um einige Fehlerquellen zu veranschaulichen. Die bedeutende Vergrößerung der Kohlensäureabgabe in 4. ist wahrscheinlich nur dadurch entstanden, dass das Plus an Kohlensäure, welches während des Druckversuches (3.) und der diesem vorausgehenden Einstellung von den Keimpflanzen absorbirt wurde, nicht sofort wieder abgegeben wird, wenn der Apparat nicht evakuirt wird.

Um die genannte Absorption als Fehlerquelle bei der Bestimmung der unter Druck producirten Kohlensäuremenge auszuschließen, ist es ferner zweckmäßig, den Apparat, sobald der gewünschte Druck erreicht ist, etwa $^1/_4$ bis $^1/_2$ Stunde in Ruhe stehen zu lassen [1]), bevor die Einstellung beginnt. Dies geschah nicht hier, wahrscheinlich ist der Werth für 3. etwas zu niedrig gefunden. In Versuch II mögen geringe Temperaturdifferenzen eine Rolle gespielt haben.

Versuch IV.

Paraffin im App. 60 St. = 58 g Keimlinge aus großen Erbsen.
Luft von 1 Atm., mit Luft von 5 Atm. verglichen.
Temperatur fast konstant 22°. Luftstrom 2,8—3 Liter. Dauer der Einzelversuche $^1/_2$ Stunde.

1. Luft, 1 Atm.: 10,3 mg CO_2

Nun die Luft komprimirt, Ruhe in 20 Minuten, Einstellung $^1/_2$ Stunde.

2. Luft, 5 Atm.: 9,4 mg CO_2
3. » 5 » 10,0 » »

1) Während dieser Ruhe nahm der Druck stets ein wenig ab, als Folge verschiedener Absorptionen.

Der Druck durch Ausblasen aufgehoben; unmittelbar darauf:

4. Luft, 1 Atm.: 16,6 mg CO_2
5. » 1 » 13,4 » »
6. » 1 » 12,4 » »
7. » 1 » 11,5 » »

Hiernach keine Vergrößerung der Kohlensäureabgabe in auf 5 Atm. komprimirter Luft. Die Bestimmungen 4—7 illustriren die Langsamkeit, mit welcher die absorbirte Kohlensäure abgegeben wird, und zeigen, dass diese nicht unerheblich ist[1].

Versuch V.

Paraffin im App. 130 St. Keimlinge kleiner Erbsen.

Sauerstoff 1 Atm., im Vergleich mit der Wirkung eines verlängerten Aufenthaltes in Sauerstoff unter 5,5 Atmosphären.

Temperatur in den ersten 4 Stunden wenig um 20,5° schwankend, später 21—21,5°.

Dauer der Einzelversuche $^1/_2$ Stunde. Gasstrom ca. 3 Liter. Einstellung mit Sauerstoff $^1/_2$ Stunde.

1. ($^{19}/_3$ Vorm. 8^{40}—9^{10}) Sauerstoff 1 Atm.: 8,0 mg CO_2

Der App. unter Druck gesetzt, Ruhe ca. 20 Min. Einstellung $^1/_2$ Stunde.

2. (Vorm. 10—10^{30}) Sauerstoff 5,5 Atm.: 8,5 mg CO_2
3. (Vorm. 10^{30}—11) » 5,5 » 7,9 » »

Nun wurde alle 15 Min., bis Vorm. 11^{45}, ein kräftiger Sauerstoffstrom, stets unter dem genannten Druck, durchgeleitet. Darauf 10 Min. Ruhe, Einstellung $^1/_2$ Stunde.

4. (Nm. 12^{25}—12^{55}) Sauerstoff 5,5 Atm.: 7,9 mg CO_2
5. (Nm. 12^{55}—1^{25}) » 5,5 » 7,8 » »

Darauf ganz ähnlich wie zwischen 3 u. 4, bis 3 Uhr Nm.

6. (Nm. 3—3^{30}) Sauerstoff 5,5 Atm.: 6,1 mg CO_2
7. (Nm. 3^{30}—4) » 5,5 » 5,9 » »

Alsdann wie vorher, bis 5^{30} Nm.

8. (Nm. 5^{30}—6) Sauerstoff 5,5 Atm.: 6,1 mg CO_2
9. (Nm. 6—6^{30}) » 5,5 » 5,0 » »

Im Durchschnitt (Sauerstoff 1 Atm.: 8,0, Sauerstoff 5,5 Atm.: nach etwa 1 Stunde: 8,2, nach ca. 3 Stunden: 7,9, nach ca. 6 Stunden: 6,0, und nach 8 Stunden: 5,6 mg CO_2.

Versuch VI.

Keimlinge kleiner Erbsen. Sauerstoff 1 und 2 Atm. verglichen.

Temperatur sehr konstant 22,5°: Gasstrom in 1 u. 2: 2,4 L., in 3 u. 4: 3,2 L.

1) Für künftige Durchleitungsversuche wäre ein Hahn zwischen der Kaliröhre und dem Pflanzenbehälter sehr zu empfehlen. Bei den Druckversuchen würde jedoch die Dichtung zu leicht gelitten haben.

Dauer der Einzelversuche $^1/_2$ Stunde. Einstellung, nach Verdrängung der Luft, $^1/_2$ Stunde.

1. Sauerstoff 1 Atm.: 20,9 mg CO_2
2. » 1 » 21,4 » »

Kompression, Ruhe $^1/_2$ Stunde, Einstellung 1 Stunde.

3. Sauerstoff 2 Atm.: 22.7 mg CO_2
4. » 2 » 23,4 » »
5. » 2 » 22,0 » »

Durchschnitt: Sauerstoff 1 Atm.: 21,2; 2 Atm.: 22,7. (+ 7%).

Versuch VII.

140 g Keimlinge kleiner Erbsen. Sauerstoff 1, 2 und 3 Atm. verglichen. Temp. ca. 20,5°. Gasstrom ca. 3 L. Dauer der Einzelversuche $^1/_2$ Stunde.

1. Sauerstoff 1 Atm.: 24,6 mg CO_2
2. » 1 » 25.0 » »

Kompression, Ruhe $^1/_4$ Stunde, Einstellung 50 Minuten.

3. Sauerstoff 2 Atm.: 27.0 mg CO_2
4. » 2 » 26,8 » »

Kompression auf 3 Atm., Ruhe $^1/_4$ Stunde, Einstellung 50 Minuten.

5. Sauerstoff 3 Atm.: 27,0 mgr CO_2
6. » 3 » 26,2 » »

Durchschnitt: Sauerstoff 1 Atm.: 24,8; 2 Atm.: 26,9 (+ 8%), 3 Atm.: 26,6 (+ 7%).

Versuch VIII.

Keimlinge kleiner Erbsen. Sauerstoff 2 Atm., mit Sauerstoff 4 Atm. vergl. Temperatur 22°. Gasstrom ca. 3 Liter. Dauer der Einzelversuche $^1/_2$ Stunde.

Verdrängung der Luft durch dreimalige Evakuation[1]) und nachfolgende Sauerstoffzuleitung, Kompression auf 2 Atm., Ruhe 40 Minuten, Einstellung 1 Stunde.

1. Sauerstoff 2 Atm.: 34,0 mg CO_2
2. » 2 » 34,7 » »

Kompression auf 4 Atm., Ruhe $^1/_2$ Stunde, Einstellung 1 Stunde.

3. Sauerstoff 4 Atm.: 35,2 mg CO_2
4. » 4 » 35,8 » »

Durchschnitt: Sauerstoff 2 Atm.: 34,4; 4 Atm.: 35,5 (+ 3%, unsicher).

---

1) Um den zusammengestellten Apparat evakuiren zu können, war das Manometer mit einem Hahn am kurzen Schenkel versehen. Die Figur zeigt ein anderes, in XXI, XXII und bei den Seite 706 erwähnten Versuchen benutztes Manometer. Dass Evakuiren ohne schädlichen Einfluss auf die Pflanzen ist, braucht hier nicht näher besprochen zu werden. (Vergl. auch Vers. XI sowie p. 715, Anm. 2.) Die Operation geschah mittelst einer Wasserstrahlluftpumpe, welche in meinen Versuchen bis ca. 5 à 6 mm evakuirte.

Versuch IX.

Paraffin im App. 150 St. = 27 g Helianthus-Keimlinge. Luft 1 Atm. und Sauerstoff 1 Atm., mit Sauerstoff 5 Atm. verglichen. Temperatur 21—21,5°. Gasstrom 3 L. Dauer der Einzelversuche $^1/_2$ Stunde.

1. Luft 1 Atm.: 7,6 mg CO_2
2. Sauerstoff 1 Atm. 7,9 mg CO_2

Kompression, $^1/_4$ Stunde Ruhe, Einstellung $^1/_2$ Stunde.

3. Sauerstoff 5 Atm.: 9,2 mg CO_2
4. » 5 » 9,2 » »

Luft 7,6; Sauerstoff 1 Atm.: 7,9; Sauerstoff 5 Atm. 9,2 (+ 16%, mit Sauerst. vergl.).

Versuch X.

Helianthus. Sauerstoff 1 Atm., mit Sauerstoff 2 Atm. verglichen. Temperatur ca. 23°. Gasstrom 3 L. Dauer der Einzelversuche $^3/_4$ Stunde. Die Luft durch dreimaliges Evakuiren u. s. w. verdrängt. Ruhe 40 Minuten. Einstellung 70 Minuten.

1. Sauerstoff 1 Atm.: 46,4 mg CO_2
2. » 1 » 47,6 » »

Kompression, Ruhe 40 Min., Einstellung 70 Min.

3. Sauerstoff 2 Atm.: 54,4 mg CO_2
4. » 2 » 54,0 » »

Dreimaliges Evakuiren und nachfolgende Sauerstoffzufuhr, Ruhe 40 Minuten. Einstellung 70 Minuten.

5. Sauerstoff 1 Atm.: 54,8 mg CO_2

Durchschnitt: Sauerstoff 1 Atm.: 47, 2 Atm.: 54,2 (+ 15%), Sauerstoff 1 Atm. nach Wirkung des kompr. Sauerstoffs: 54,8 (+ 17%).

Die Bestimmung 5. geschah nur, um eine dritte, mit 1. und 2. parallele Analyse zu haben. Das Resultat war überraschend, indem hier eine Nachwirkung des komprimirten Sauerstoffs wahrscheinlich gemacht war. Um sicher vor physikalischen Täuschungen zu sein, wurde der folgende Versuch angestellt.

Versuch XI.

Helianthus. Luft 1 Atm., mit Luft 2 Atm. vergl. Temperatur 22,5°. Luftstrom 3,2 L. Dauer der Einzelversuche $^1/_2$ Stunde. Ruhe und Einstellungszeiten wie in X.

1. Luft 1 Atm.: 20,2 mg CO_2
2. » 1 » 19,4 » »
3. » 2 » 20,2 » »
4. » 2 » 21,6 » »
5. » 1 » 21,2 » »
6. » 1 » 19,4 » »

Durchschnitt: Luft 1 Atm.: 19,8; 2 Atm. 20,9 (+ 5,5 % ?); 1 Atm. nach der Wirkung der kompr. Luft 20,3 (+ 3 %, unsicher). Der Versuch deutet darauf, dass in X physikalische Ursachen nicht die Nachwirkung hervorgerufen haben. Wir werden später hierauf zurückkommen.

Versuch XII.

Helianthus. Sauerstoff 2 Atm., mit Sauerstoff 5 Atm. verglichen.

Temperatur ca. 22°. Gasstrom 2,8 L. Dauer der Einzelversuche $^1/_2$ Stunde.

Die Luft durch Sauerstoff verdrängt, Kompression auf 2 Atm., Ruhe ca. $^3/_4$ Stunde. Einstellung 1 Stunde.

1. Sauerstoff 2 Atm.: 16,7 mg CO_2
2. » 2 » 17,0 » »

Auf 5 Atm. komprimirt, Ruhe $^3/_4$ Stunde, Einstellung 1 Stunde.

3. Sauerstoff 5 Atm.: 18,8 mg CO_2
4. » 5 » 17,1 » »

Das Resultat unsicher. Versuch IX mit X verglichen zeigt für Sauerstoff 2 und 5 Atm. ungefähr gleiche Zunahme gew. Sauerstoff gegenüber. Möglicherweise hat ein schädlicher Einfluss der langen Ruhe- und Einstellungszeit — im Ganzen $1^3/_4$ Stunde — in diesem Versuch eine Rolle gespielt; vergl. den folgenden Versuch.

Versuch XIII.

Helianthus. Sauerstoff 1 Atm., mit Sauerstoff 5 Atm. verglichen. Nachwirkung.

Temperatur 18°. Gasstrom bei 1 Atm. 2,4 L., bei 5 Atm. 3,5 L. Dauer der Einzelversuche $^1/_2$ Stunde.

Zweimalige Evakuation und nachfolgende Sauerstoffzuleitung, 20 Min. Ruhe, Einstellung 50 Min.

1. Sauerstoff 1 Atm.: 20,2 mg CO_2
2. » 1 » 20,2 » »

Kompression auf 5 Atm., Ruhe $^1/_4$ Stunde, Einstellung $1^3/_4$ Stunde [1]).

3. Sauerstoff 5 Atm.: 20,7 mg CO_2
4. » 5 » 20,0 » »

Nach dreimaliger Evakuation u. s. w., Ruhe $^1/_2$ Stunde. Einstellung $^3/_4$ Stunde.

5. Sauerstoff 1 Atm.: 23,6 mg CO_2
6. » 1 » 22,9 » »

Durchschnitt: Sauerstoff 1 Atm. 20,2; 5 Atm. 20,4; 1 Atm., nach Wirkung des Drucks, 23,3 (+ 15 %). Das bez. 3. u. 4. vom Versuche IX abweichende Resultat dürfte wohl zum Theil dadurch zu erklären sein, dass vor der Bestimmung volle zwei Stunden unter Druck vergingen. Es könnte

1) Durch zufällige Umstände so lange ausgezogen.

sich so vielleicht schon ein schädlicher Einfluss gezeigt haben (vergl. Versuch V bei den viel resistenteren Erbsen). Hier muss ferner darauf aufmerksam gemacht werden, dass die Temperatur in XIII ziemlich niedrig war.

Versuch XIV.

Maiskeimlinge, als Behälter diente die S. 686 genannte Waschröhre. Luft mit Sauerstoff verglichen. Temperatur 25° konstant, Behälter mit der um denselben gewickelten bleiernen Zuleitungsröhre in Wasser gestellt. Gasstrom 3 L. Dauer der Einzelversuche 1 Stunde.

Einstellung mit Luft $^1/_2$ Stunde.

1. Luft: 13.7 mg CO_2

Die Luft durch einen schnellen Sauerstoffstrom verdrängt, Einstellung $^1/_2$ Stunde.

2. Sauerstoff: 14,8 mg CO_2 (+ 8%)

Versuch XV.

Mais. Luft und Sauerstoff vergl. Temperatur 19,5—20°. Gasstrom 2,9 L. Dauer der Einzelversuche 1 Stunde.

Ruhe mit Luft ca. $^1/_2$ Stunde, Einstellung 1 Stunde.

1. Luft: 33,5 mg CO_2

Die Luft durch einen Sauerstoffstrom verdrängt, Ruhe 20 Minuten, Einstellung 1 Stunde.

2. Sauerstoff: 39,6 mg CO_2 (+ 18%).

Versuch XVI.

Mais. Sauerstoff 1 Atm. und 2 Atm.

Temperatur 21,1—21,5°. Gasstrom 2,9 Liter. Dauer der Einzelversuche 1 Stunde.

Nach Verdrängung der Luft ca. $^1/_2$ Stunde Ruhe. Einstellung 50 Min.

1. Sauerstoff 1 Atm.: 40,6 mg CO_2
2. » 1 » 42,4 » »

Kompression auf 2 Atm., Ruhe ca. $^1/_2$ Stunde, Einstellung 50 Min.

3. Sauerstoff 2 Atm.: 46,4 mg CO_2
4. » 2 » 46,8 » »

Durchschnitt: Sauerstoff 1 Atm.: 41,5; 2 Atm.: 46.6 (+ 12%).

Versuch XVII.

Mais. Sauerstoff 1 Atm. und 2 Atm.

Temperatur ca. 23°, Gasstrom 2,4 L. Dauer der Einzelversuche $^1/_2$ Stunde. Verdrängung der Luft (2 Mal Evakuation), $^3/_4$ Stunde Ruhe, Einstellung 1 Stunde.

1. Sauerstoff 1 Atm.: 24,5 mg CO_2
2. » 1 » 24,3 » »

Kompression auf 2 Atm., 40 Min. Ruhe, Einstellung 50 Min.

3. Sauerstoff 2 Atm.: 33,7 mg CO_2
4. » 2 » 33,1 » »

Dreimalige Evakuation, Ruhe $^1/_2$ Stunde, Einstellung 1 Stunde.

5. Sauerstoff 1 Atm.: 36,0 mg CO_2

Durchschnitt: Sauerstoff 1 Atm.: 24,4; 2 Atm.: 33.4 (+ 37%); 1 Atm. nach Wirkung des Drucks 36 (+ 48%).

Versuch XVIII.

Mais, 140 St. = ca. 100 g. Sauerstoff 1 und 2 Atm.

Temperatur 22,5°, Gasstrom 2,8 L. Dauer der Einzelversuche $1^1/_2$ Stunde. Im Übrigen wie XVII.

1. Sauerstoff 1 Atm.: 69,5 mg CO_2
2. » 2 » 77,7 » » (+ 12%)

Die Probe zur Bestimmung der Nachwirkung verunglückt.

Versuch XIX.

Mais, 135 g. Sauerstoff 2 Atm., 4 Atm. und Nachwirkung.

Temperatur ca. 21°, Gasstrom 3,5 L. Dauer der Einzelversuche $^1/_2$ Stunde. Verdrängung der Luft, Kompression auf 2 Atm., Ruhe $^1/_2$ Stunde, Einstellung ca. 1 Stunde.

1. Sauerstoff 2 Atm.: 22,3 mg CO_2
2. » 2 » 23,0 » »

Kompression auf 4 Atm., Ruhe 20 Min., Einstellung 1 Stunde.

3. Sauerstoff 4 Atm.: 24,5 mg CO_2
4. » 4 » 24,6 » »

Dreimalige Evakuation, $^1/_4$ Stunde Ruhe, Einstellung 1 Stunde.

5. Sauerstoff 1 Atm.: 31,0 mg CO_2
6. » 1 » 31,0 » »

Durchschnitt: Sauerstoff 2 Atm.: 22,7; 4 Atm.: 24,6 (+ 8%); 1 Atm. nach Wirkung des Drucks: 31 (+ 37%). Wird eine ursprüngliche CO_2-Abgabe in Sauerstoff 1 Atm. (nach den in XVI und XVIII gefundenen Werthen) als höchstens $\frac{22{,}7 \cdot 100}{112} = 20{,}3$ geschätzt, so haben wir für Sauerstoff 4 Atm. + 21%, und als Nachwirkung + 53%.

Versuch XXa.

Mais, 180 g. Sauerstoff $4^1/_2$ Atm. und Nachwirkung.

Temperatur ca. 21°, Gasstrom unter Druck 3,6 L., bei 1 Atm. 3 L. Dauer der Einzelversuche 1 Stunde.

Verdrängung der Luft (Evakuation), Kompression, Ruhe $^3/_4$ Stunde, Einstellung 1 Stunde.

1. Sauerstoff $4^1/_2$ Atm.: 51,4 mg CO_2
2. » $4^1/_2$ » 52,6 » »

Mehrmalige Evakuation u. s. w. Ruhe $^1/_2$ Stunde. Einstellung 1 Stunde.

3. Sauerstoff 1 Atm.: 69,1 mg CO_2 (+ 33%)
4. » 1 » 67.7 » » (+ 30%)
5. » 1 » 67,3 » » (+ 29%)
6. » 1 » 65,5 » » (+ 26%)
7. » 1 » 64,8 » » (+ 25%)

Schätzen wir eine ursprüngliche CO_2-Abgabe in reinem Sauerstoff (nach XIX) als etwa 80% der hier für $4^1/_2$ Atm. durchschnittlich gefundenen 52 mg, also ca. 42 mg, so haben wir (in 3.) als Nachwirkung + 65%, in 7. + 54%.

Versuch XXb.

Mais. Sauerstoff 3 Atm. und Nachwirkung. Temperatur ca. 21°. Dauer der Einzelversuche $^1/_2$ Stunde. In diesem Versuche stimmen die Parallelbestimmungen nicht überein. Der Versuch wird jedoch als methodologisch instruktiv erwähnt. Durch steifgewordenes Schmierfett war in einem Schenkel der *T*-Röhre (*t* in der Fig.) eine Verstopfung entstanden, weshalb die Luft bei gewöhnlichem Druck diesen Weg nicht schnell genug passiren konnte. Es wurde so das eine Mal (3., 5., 7.) ein zu langsamer, das andere Mal (4., 6., 8.) ein zu schneller Luftstrom hervorgerufen, was an den durch die Absorptionsröhre rollenden Luftbläschen mitunter deutlich zu erkennen war. Die aus dem Aspirator fließende Wassermenge war jedoch in den Einzelversuchen immer dieselbe, indem wohl bei gelindertem Luftstrom eine größere Luftverdünnung als normal sich bildete, welche bei leichter Luftzufuhr wieder ausgeglichen wurde. Nach Schätzung dürfte pr. Stunde im letzten Falle höchstens die zweifache Luftmenge als im ersteren passirt haben. Nehmen wir den Mittelwerth der hier in Betracht kommenden Bestimmungen (3.—10.) 22,6 mg CO_2 pr. $^1/_2$ Stunde, und war der Gasstrom (nach dem Wasserausfluss: 3 L. pr. Stunde) etwa 1 und 2 Liter pr. $^1/_2$ Stunde, der todte Raum ca. 200 ccm, so haben wir, nach der Formel S. 689: $22{,}6\left(\frac{200}{1000} \div \frac{200}{2000}\right) = 2{,}3$ mg. Die Differenzen zwischen den Parallelbestimmungen sind jedoch fast immer bedeutend größer. Die Resultate des Versuchs waren:

1. Sauerstoff 3 Atm.: 19,1 mg CO_2
2. » 3 » 19,1 » »

Nach Evakuation u. s. w., in mit Luft gemischtem Sauerstoff (gleiche Theile) 1 Atm.:

3.: 19,1 mg CO_2
4.: 25,6 » »
5.: 22,7 » »
6.: 24,5 » »
7.: 14,8 » »
8.: 26,3 » »

9.: 21,6 mg CO_2
10.: 26,3 » »

Als Durchschnitt: Sauerstoff 3 Atm.: 19,1; in verdünntem Sauerstoff nach Wirkung des Drucks: 22,6.

Gegen die bisherigen Versuche könnte der Einwand erhoben werden, dass die Bedingungen in den zu vergleichenden Einzelversuchen nicht bis auf eine einzige (die Sauerstoffspannung) die gleichen waren. Dafür sind allerdings Kontrollversuche, wie z. B. namentlich XI. ausgeführt. Um jedoch eine Diskussion dieser Frage überflüssig zu machen, sind die beiden folgenden Versuche angestellt.

Versuch XXI.

Mais, ca. 100 g. Luft 3 Atm., mit Sauerstoff 3 Atm. verglichen. Temperatur ca. 19°, Gasstrom 2,7 L. Dauer der Einzelversuche $^1/_2$ Stunde. Kompression der Luft, Ruhe $^1/_2$ Stunde, Einstellung 40 Min.

1. Luft 3 Atm.: 13,5 mg CO_2
2. » 3 » 13,3 » »

Der Druck schnell und nur momentan aufgehoben, um baldige Verdrängung der Luft zu erleichtern. Kompression mit Sauerstoff, Durchleitung eines schnellen Stromes unter Druck, keine Ruhe, Einstellung 40 Min.

3. Sauerstoff 3 Atm.: 15,9 mg CO_2
4. » 3 » 15,9 » »

Im Durchschnitt: Luft 3 Atm.: 13,4; Sauerstoff 3 Atm.: 15,9 (+ 19%).

Versuch XXII.

Mais, ca. 65 g in Sauerstoff $4^1/_2$ Atm. und darauf Luft $4^1/_2$ Atm. Temperatur ca. 19° Gasstrom ca. 3,5 L. Dauer der Einzelversuche 1 Stunde.

Die Luft durch einen Sauerstoffstrom verdrängt, Kompression, Ruhe $^1/_2$ Stunde, Einstellung 40 Min.

1. Sauerstoff $4^1/_2$ Atm.: 20,3 mg CO_2
2. » $4^1/_2$ » 20,5 » »

Darauf unter beibehaltenem Druck ein schneller Gasstrom, während dessen das Reservoir nur mit Luft gespeist wurde, um den Sauerstoff auszutreiben, was jedoch erst im Laufe von 3. oder 4. — wenn überhaupt — völlig geschehen ist. Das Reservoir (ähnlich dem Behälter, vergl. S. 691) konnte nämlich nur durch den Behälter entleert werden, und es war hier wichtig, dass keine Druckänderung entstände. Nach etwa 2 Stunden (1 Stunde Einstellung) wurde gefunden:

3. Luft $4^1/_2$ Atm.: 23,0 mg CO_2 (Luft wahrscheinlich reich-
4. » $4^1/_2$ » 24,8 » » lich mit O gemischt).

Im Durchschnitt: Sauerstoff $4^1/_2$ Atm.: 20,4; Luft $4^1/_2$ nach Wirkung des kompr. Sauerstoffs 23,9 (+ 17%; wie in XXa berechnet: 46%).

In den drei folgenden Tabellen sind die Resultate der meisten erwähnten Versuche zusammengestellt. Die erste Kolumne giebt das Medium und den absoluten Druck an; in der zweiten ist, nach der Partiärpressung des Sauerstoffs (als $^1/_5$ der atm. Luft gesetzt) berechnet, der entsprechende Luftdruck angegeben. Die übrigen Kolumnen geben in Milligramm die Durchschnittsresultate der Versuche.

I. Erbse.

Medium	Luftdruck in Atm.	I. 21°	II. 21°	III. 21°	IV. 22°	V. 20,5°	VI. 22,5°	VII. 20,5°	VIII. 22°
Luft 1 Atm.	1	7,5	22,4	11,0	10,3				
do. 2 »	2		21,0						
do. 5 »	5				9,7				
Sauerstoff 1 Atm.	5	7,4		11,7		8	21,2	24,8	
do. 2 »	10						22,7	26,9	34,4
do. 3 »	15							26,6	
do. 4 »	20								35,5
do. 5 »	25			10,1(?)		8,2			

II. Sonnenblumen.

Medium	Luftdruck	IX. 21,5°	X. 23°	XI. 22,5°	XII. 22°	XIII. 18°
Luft 1 Atm.	1 Atm.	7,6		19,8		
do. 2 »	2 »			20,9		
Sauerstoff 1 »	5 »	7,9	47,0			20,2
do. 2 »	10 »		54,2		16,9	
do. 5 »	25 »	9,2			17,1—18,8	20,4
Luft 1 Atm.	1 »			20,3		
Sauerstoff »	5 »		54,8			23,3

Bei Pisum wurde nur eine unbedeutende Vergrößerung der Kohlensäureabgabe mit steigendem Druck gefunden. Nach einiger Zeit wirkt der hohe Druck in umgekehrter Weise, die Kohlensäureabgabe wird geringer.

Helianthus zeigt eine bedeutendere Zunahme als die Erbse. Es wurde allerdings keine Zunahme von Belang zwischen gew. Luft und reinem Sauerstoff gefunden, eine solche zeigt sich aber, sobald Sauerstoff

III. Mais.

Medium	Luftdruck	XIV. 25°	XV. 20°	XVI. 24,5°	XVII. 23°	XVIII. 22,5°	XIX. 24°	XX. 21°	XXI. 19°	XXII. 19°
Luft 1 Atm.	1 Atm.	13,7	32,5							
do. 3 »	3 »								13,4	
Sauerstoff 1 »	5 »	14,8	39,6	41,5	24,4	69,5				
do. 2 »	10 »			46,6	33,4	77,7	22,7			
do. 3 »	15 »								15,9	
do. 4 »	20 »						26,6			
do. 4,5 »	22,5 »							52		20,4
Luft 4,5 Atm.	4,5 »									23,9
Sauerstoff 1 Atm.	5 »				36		34	69—65		

2 Atm. (= 10 Atm. Luft) erreicht wird. Ob über diesen Druck hinaus eine weitere Steigerung erfolgt, ist noch zweifelhaft. Bei den Maiskeimlingen findet sich eine noch deutlichere Vergrößerung der Kohlensäureabgabe mit steigender Kompression. Hier zeigte sich schon ein deutlicher Unterschied zwischen gewöhnlicher Luft und reinem Sauerstoff. Die Zunahme bleibt bis 4 Atm. Sauerstoff (20 Atm. Luft) bei, wahrscheinlich noch darüber hinaus. Die drei genannten Arten verhalten sich also im Einzelnen etwas verschieden, was für die Brauchbarkeit der Methode ein nicht zu unterschätzendes Kriterium ist.

Durchgehend ist eine mit dem Sauerstoffdruck ansteigende Kohlensäureabgabe also konstatirt. Diese Steigerung ist jedoch nur temporär, nach einiger Zeit — je schneller, je größer der Druck — wird die Kohlensäureabgabe kleiner und kleiner, indem die Pflanzen sich dem Tode nähern. Diese Abnahme wurde für Pisum direkt gezeigt, für Helianthus und Mais geht sie, aus Versuchen im verschlossenen Raume, indirekt hervor [1]). Bei diesen Versuchen waren die Pflanzen und ein Gefäß mit Kalilauge im schon erwähnten, oder in einem ähnlichen Behälter eingeschlossen.

1) Dass die Kohlensäureabgabe einigermaßen parallel mit der Sauerstoffaufnahme geht, in der Weise, dass einer starken Verminderung der letzteren eine bedeutende Verminderung der ersteren entspricht, wird durch Vergleich der hier erwähnten Versuche mit dem Versuch V, und Heranziehen der Wilson'schen Versuche (l. c.), namentlich

Das Manometer wurde, der Dichtigkeit wegen, ohne Zwischenstück (*m*) direkt an den Apparat geschraubt. Nach jeder Ablesung am Manometer wurde der ursprüngliche Druck wieder hergestellt, um die Versuchsbedingungen möglichst konstant zu halten. Die erste Ablesung, welche wegen der dem Drucke entsprechenden physikalischen Sauerstoffabsorption immer eine zu große Druckverminderung zeigt, wurde nicht berücksichtigt. Die in der Zeiteinheit — gew. 1 Stunde — beobachtete Druckverminderung, welche als Kriterium einer Sauerstoffaufnahme anzusehen war, wurde allmählich kleiner, bis die Pflanzen gestorben waren. Alsdann aber fing ein stärkerer Sauerstoffkonsum wieder an, welcher vielleicht durch den Druck besser vertragende niedere Organismen (Fäulnis) veranlasst wurde, vielleicht als eine »rein chemische« Wirkung des komprimirten Sauerstoffs auf Bestandtheile (z. B. Fette, Gerbstoffe u. s. w.) der Pflanzenleichen anzusehen ist[1]). Die Pflanzen starben bei 4 Atm. Sauerstoff (= ca. 20 Atm. Luft) in wenigen ($1^1/_2$—3) Tagen, bei höherem Druck noch schneller, bei 15 Atm. Sauerstoff (= ca. 75 Atm. Luft) waren z. B. Helianthuskeimlinge schon nach 16 Stunden theils gestorben, theils tödtlich geschädigt. (Es muss hier bemerkt werden, dass sämmtliche in den Versuchen I—XXII benutzte Pflanzen die Versuche überlebten und meistens, ehe sie weggeworfen wurden, einige Tage beobachtet wurden. Sie zeigten stets normales Gedeihen.)

Das interessanteste Resultat der Versuche scheint mir die gefundene Nachwirkung des komprimirten Sauerstoffs zu sein[2]). Ein Aufenthalt von wenigen Stunden in einer solchen Atmosphäre ist im Stande, die Kohlensäureabgabe ganz bedeutend zu erhöhen; eine Zunahme von über 50% wurde bei Mais einige Male gefunden. Diese Nachwirkung scheint allmählich, jedoch nur langsam, abzunehmen (XX). Es muss hervorgehoben werden, dass kein durch Absorptionsverhältnisse bedingter Fehler hier die Rolle spielt, wie es auch aus den Kontrollversuchen (XI; XXII) hervorgeht. Einfache Berechnungen haben überdies gezeigt, dass in der ganzen Ruhe- und Einstellungszeit sich nicht so viel Kohlensäure hat bilden können, als nöthig, um so große Fehler zu verursachen. Bei der Berechnung ist allerdings davon ausgegangen, dass die Keimlinge während des Druckes in der

---

aber der Versuche von Bonnier u. Mangin (l. c. p. 380—384 und l. c. T. 19 p. 246—247) sehr wahrscheinlich gemacht. Es ist auch daraus ersichtlich, dass bei den Druckversuchen im verschlossenen Raume nur kleine Druckänderungen vorkamen, wenn keine Kalilauge im Apparat war. — Diese Versuche sind, wegen Mangel an Zeit, nicht genügend durchgeführt, um hier in allen Details wiedergegeben zu werden.

1) Vergl. hier Pfeffer, Pflanzenphysiologie, I, p. 351.

2) Bert (La pression barométrique 1878, p. 807 u. a.) fand in Versuchen mit Hunden eine bedeutende Nachwirkung negativer Art. Die Verhältnisse sind jedoch hier so komplicirter Art, dass ein Vergleich mit meinen Resultaten gar nicht möglich ist.

Zeiteinheit nicht mehr Kohlensäure producirten, als gefunden. Wenn aber daran erinnert wird, dass der Behälter stets vor den Nachwirkungsbestimmungen drei Mal stark evakuirt wurde, und dass ferner die während des Drucks in den Keimlingen (und Wasser) absorbirte Kohlensäure, wenn keine Evakuation folgt, nachher nur eine im Vergleich mit den Versuchen XX ganz vorübergehende, scheinbare Vergrößerung der Kohlensäureproduktion veranlasst (vergl. Vers. IV), so ist wohl die erwähnte Nachwirkung außer jeden Zweifel gestellt.

Es lag jetzt nahe zu probiren, ob andere Faktoren, deren Einfluss auf die Kohlensäureproduktion sehr groß ist, eine ähnliche Nachwirkung hervorbringen. Deshalb wurden die drei folgenden Versuche, mit verschiedenen Temperaturen, ausgeführt. Als Pflanzenbehälter diente die schon erwähnte »Waschröhre«, wie in Vers. XIV in Wasser — hier verschieden temperirt — untergetaucht. Die niederen Temperaturen hielten sich konstant, bei den höheren (ca. 35° und ca. 44°) kamen Schwankungen von bis 1° vor, was in diesen Versuchen natürlich ganz ohne Bedeutung ist.

Versuch XXIII.

Mais, 63 g, bei 18°, 35° und wiederum 18° untersucht.

Luftstrom — atm. Luft — 1,8 L. Dauer der Einzelversuche 1 Stunde.

1. bei 18°: 10,3 mg CO_2
2. » » 10,4 » »

Nach 6 Minuten war das Wasser durch Zumischung heißen Wassers auf 35° erwärmt. Der Luftstrom ging fortwährend durch den Apparat. Nach im Ganzen einer Stunde (in welcher 28,4 mg CO_2 abgegeben wurde) war die Abgabe:

3. bei ca. 35°: 34,2 mg CO_2
4. » » 35,2 » »

Nach 18 Minuten war im Wasser die ursprüngliche Temperatur, 18°, wieder hergestellt. Nach im Ganzen einer Stunde (CO_2-Abgabe: 16,6 mg) wurde nun gefunden

5. bei 18°: 12,2 mg CO_2
6. » » 12,6 » »
7. » » 13,0 » »

Im Durchschnitt bei 18° ursprünglich: 10,4; bei 35°: 34,7; bei 18°, nach Wirkung der höheren Temperatur: 12,6, d. h. als Nachwirkung eine Steigerung von 21%.

Versuch XXIV.

Mais, 52 g, bei 25° entwickelt (im Treibhaus), deshalb auch bei dieser Temperatur der Versuch angestellt. 25°, mit 43—44°, und wiederum 25° verglichen.

Luftstrom 2 L. Im übrigen wie in XXIII.

1. bei 25°: 18,9 mg CO_2
2. » » 19,2 » »

3 u. 4, bei 43—44°, zusammen: 91,2 mg CO_2

5. bei 25°: 15,1 mg CO_2
6. » » 15,0 » »
7. » » 17,1 » »

Im Durchschnitt: bei 25° ursprünglich 19,1; bei ca. 44°: 45,6; wiederum bei 25°: 15,8, also eine Verringerung von 17%.

Versuch XXV.

Helianthus. 21,5°, 43—44°, und wiederum 21,5° verglichen.

Luftstrom 2 L; Dauer der Einzelversuche 1 Stunde. Uebrigens wie XXIII.

1. bei 21,5°: 16,7 mg CO_2
2. bei ca. 44°: 43,0 » »
3. » » 38,6 » »
4. bei 21,5°: 13,0 » » } 13,4
5. » » 13,8 » » }

Also nach (inkl. Einstellung) 3stündiger Einwirkung von ca. 44° eine Verringerung der Kohlensäureabgabe von 20%.

Das Resultat vom Versuch XXIII ist wohl dadurch zu erklären, dass die Temperatur von 35° für die Entwickelung der Keimlinge sehr günstig ist. Während der ca. dreistündigen Einwirkung der genannten Temperatur ist sicherlich eine bedeutende Weiterentwickelung erfolgt, was auch daraus zu erkennen war, dass die Wurzelspitzen — ursprünglich in allen Richtungen zeigend — nunmehr alle geotropisch nach unten gerichtet waren. Durch diese beschleunigte Entwickelung ist die große Periode der Kohlensäureabgabe vielleicht merkbar geworden[1]).

Ganz anders stellt sich die Sache, wenn die Keimlinge so hohen Temperaturen ausgesetzt wurden, dass kein oder fast kein Wachsthum mehr stattfinden konnte, Temperaturen, die bei längerer Dauer dem Leben gefährlich werden. Hier wird als Nachwirkung eine Verminderung der Kohlensäureabgabe beobachtet. Die Pflanzen haben wohl gelitten, mehrere der Helianthuskeimlinge (XXV) hatten kleine braune Flecken dicht oberhalb der Wurzelspitzen. Dieser Schaden war jedoch nur gering, alle Pflanzen zeigten nachher vorzügliches Gedeihen, nur die äußersten Spitzen der Hauptwurzeln starben. Bei den Maiskeimlingen wurde gar keine Krankheit beobachtet. Um die Abnahme der Kohlensäureproduktion nach der stär-

---

1) Dass die große Periode um so schneller verläuft, je höher die Temperatur, geht schon aus Laskowsky's Arbeit in Landw. Vers. Stat. Bd. 17, 1874, p. 219—244 (vergl. bes. p. 229) hervor. Später hat Borodin dieses bestätigt. (Das Ref. in Just's Jahresbericht 1875 mir allein zugänglich). Vergl. auch bez. der Sauerstoffaufnahme Mayer in Landw. Vers. Stat. Bd. 18, 1875, p. 245, namentlich die instruktiven graphischen Darstellungen.

keren Erwärmung zu erklären, lag es nahe die Resultate von Müller-Thurgau [1]) in Betracht zu ziehen. Müller hat bekanntlich die interessanten Thatsachen klar gelegt, resp. entdeckt, dass ruhende Kartoffeln bei niederen Temperaturen, z. B. bei 0°, nach einiger Zeit eine bedeutende Zuckeranhäufung zeigen, und dass dieser Zucker bei höherer Temperatur (ca. 20 bis 25°) wieder allmählich verschwindet. Müller zeigte auch, dass die Kartoffeln bei einer gegebenen höheren Temperatur (10°, 20°), nachdem sie vorher durch Kälte süß geworden waren, viel mehr Kohlensäure abgaben, als ursprünglich, vor dem Süßwerden, bei den genannten Temperaturen, und dass diese Beschleunigung der Kohlensäureproduktion mit der allmählichen Verringerung des Zuckergehaltes wieder abnahm. Ferner, dass eine mehrtägige Aufbewahrung bei 20° im Stande war, die darauf bei 10° stattfindende Kohlensäureabgabe nicht unbedeutend unter die ursprünglich bei 10° beobachtete herabzusetzen. Aus diesen und anderen Verhältnissen zieht nun Müller den Schluss (l. c. p. 804): »dass die Athmungsgröße (d. h. Kohlensäureproduktion) von der Menge des vorhandenen Zuckers abhängt«. Es war demnach nicht unwahrscheinlich, dass die der Temperatur von ca. 44° ausgesetzten Keimlinge eine Verminderung ihres Zuckergehaltes zeigen würden, während die große Periode in der Gesammtentwickelung der bei 35° behandelten Keimlinge hier eine solche Wirkung aufheben könnte, und dass die Resultate der Versuche XXIII—XXV in dieser Weise zu verstehen wären. Es wurden deshalb die folgenden Analysen [2]) vorgenommen.

A. Maiskeimlinge, die Wurzeln 3—5 cm, Plumula 1,5—2,5 cm lang. Bei gewöhnlicher Zimmertemperatur (des Tages 20°) wie üblich zum Keimen gebracht.

---

1) Landwirthschaftl. Jahrbücher, Bd. 11, 1882, p. 751—828.

2) Während der Bearbeitung dieser Abhandlung, im Carlsberg-Laboratorium ausgeführt. Ich konnte leider hier vorläufig nicht über passende Apparate disponiren, um auch die diesbezügliche Einwirkung des komprimirten Sauerstoffs zu untersuchen. Die Analysen sind folgendermaßen ausgeführt: Die Pflanzen wurden mit ihrem gleichen Gewichte 90 procentigen Alkohol übergossen und ca. 2 Stunden hingestellt. Alsdann wurde die Flüssigkeit in Messkolben gebracht, die Pflanzen im Mörser mit einem bestimmten Quantum Sand fein zerrieben, mit 0,5 g Bariumkarbonat versetzt, und das Ganze mittelst 50-procentigen Alkohol in den Messkolben geführt. Mit verdünntem Alkohol fast bis zur Marke angefüllt, wurden die Kolben im Thermostaten bei 60—70° in 24—48 Stunden digerirt und, nach Abkühlung, Anfüllung, Umschütteln u. s. w., der Inhalt filtrirt. Eine abgemessene Menge des Filtrates (»Originalauszug« im Texte genannt) wurde im Wasserbade bis etwa $^1/_4$—$^1/_3$ eingeengt, mit 5 ccm essigsaurer Bleilösung versetzt (Eiweißstoffe u. s. w.) auf ein bestimmtes Volumen gebracht, und filtrirt. In diesem Filtrate (»gereinigter Auszug«) wurden durch Fehlingsche Lösung, nach der verbesserten Reischauer'schen Methode (Meddelelser fra Carlsberg Labor., Bd. 1, Heft 2, p. 127, Resumé p. 116) das Reduktionsvermögen vor und nach Inversion (Salzsäure) bestimmt. Die Stickstoffbestimmungen sind nach der Kjeldahl'schen Methode ausgeführt. Durch den Alkohol und das Barytsalz waren Ferment- und Säurewirkungen ausgeschlossen. Bei den vorliegenden Untersuchungen sind nur relative Werthe von Interesse.

Drei Portionen, je 60 g, möglichst gleichartig ausgesucht, wurden verarbeitet. I wurde, nach Befeuchtung, gleich analysirt, II und III stark befeuchtet in unten mit Stramin verschlossenen, oben mit nassen Schwämmen gedeckten, weiten Glasröhren (Lampengläsern) über Kalilauge in einer mit Wasserdampf fast gesättigten Atmosphäre im Thermostat hingestellt, und zwar II bei ca. 33°, III bei 43,5—44°. Dauer der Exposition 2 Stunden und 40 Minuten. Nach Digestion mit Alkohol auf 500 ccm gebracht.

Aus dem gereinigten Auszuge (= Orig. auf die Hälfte conc.) reducirten 5 ccm vor Inversion:

aus I (gew. Temp.): 2,1 ccm Fehlingsche Lösung
» II (35°) : 2,6 » » » = + 24 %
» III (44°) : 3,4 » » » = + 62 %

nach Inversion:

aus I (gew. Temp.): 3,5 ccm Fehlingsche Lösung
» II (35°) : 4,0 » » » = + 14 %
» III (44°) : 5,3 » » » = + 51 %

In 10 ccm des Originalauszuges entsprachen dem Stickstoff:

in I : 10,7 ccm $^1/_{20}$ normaler Schwefelsäure [1]) (7,5)
» II (35°): 10,85 » » » » (7,6)
» III (44°): 10,55 » » » » (7,4)

In 10 ccm des gereinigten Auszuges entsprachen dem Stickstoff:

in I : 3,5 ccm $^1/_{20}$ normaler Schwefelsäure (2,5)
» II (35°): 3,95 » » » » (2,8) + 13 %
» III (44°): 4,4 » » » » (3,1) + 26 %

Aus zwei vorläufigen Versuchen war es mir bekannt, dass Proben von je 60 g Maiskeimlingen im Zuckergehalte eine Differenz von bis 8 % zeigen können. Eine bessere Uebereinstimmung war bei einem so ungleichartigen Material, wie es bekanntlich die Maiskörner sind, auch gar nicht zu erwarten. Deshalb wurden die Versuche mit Gerstenkeimlingen (»Grünmalz«), einem erfahrungsgemäß sehr gleichartigen Material, nachgemacht.

B. Gerstenkeimlinge, je 60 g, ganz wie in *A* behandelt. Der gereinigte Auszug hatte dieselbe Concentration als der Originalauszug.

Aus dem gereinigten Auszuge reducirten 5 ccm vor Inversion:

I : 2,7 ccm Fehlingsche Lösung
II (ca. 35°): 2,9 » » » = + 7 %
III (ca. 44°): 3,25 » » » = + 20 %

---

1) Diese direkt gefundenen Zahlen sind angegeben, um zu zeigen, dass nicht mit minimalen Mengen operirt wurde. Die in Parenthese angeführten Zahlen geben die Stickstoffmenge in mg an.

nach Inversion:

I : 6 ccm Fehlingsche Lösung
II (35°) : 6,4 » » » = + 7%
III (44°) : 7,2 » » » = + 20%

In 20 ccm des Originalauszuges entsprachen dem Stickstoff:

I : 12,38 ccm $^1/_{20}$ normaler Schwefelsäure (8,7) Diff. : 0
II (35°) : 12,38 » » » » (8,7)
III (44°) : 13,15 » » » » (9,2 = + 6%

In 20 ccm des gereinigten Auszuges entsprachen dem Stickstoff:

I : 6,25 ccm $^1/_{20}$ normaler Schwefelsäure (4,4)
II (35°) : 6,35 » » » » (4,5) = + 2%
III (44°) : 7,15 » » » » (5,0) = + 14%

Sämmtliche Stickstoffbestimmungen in diesem Versuche sind Durchschnitte aus zwei sehr genau übereinstimmenden Analysen.

C. Je 40 g Gerstenkeimlinge in Bechergläsern neben Natronlauge und mit Glasglocken bedeckt, I bei ca. 19 , II bei ca. 39 in $2^3/_4$ Stunden hingestellt. — Nach Zerreibung u. s. w. bis auf 250 ccm angefüllt.

Aus dem gereinigten Auszuge reducirten 5 ccm

I: 2,95 ccm Fehlingsche Lösung
II: 3,35 » » » = + 14%

also auch hier — in beiden Fällen absolut gleiche Behandlung bis auf die Temperatur — den Versuchen *A* und *B* entsprechende Resultate.

Um ferner den Einwand zu beseitigen, dass die Keimlinge in den 2—3 Stunden möglicherweise nicht die gewünschte Erwärmung auf 44° erreicht hätten, und in dieser Weise sehr komplicirte Verhältnisse gewirkt haben könnten, wurde der folgende Kontrollversuch gemacht.

D. Zwei Proben, je 60 g Gerstenkeimlinge wurden in den oben erwähnten Lampengläsern während ca. 25 Minuten unter Wasser von 43° gehalten, alle 5 bis 6 Minuten einige Augenblicke gelüftet. Aus vergleichenden Versuchen mit großen Kartoffeln konnte ich wissen, dass 25 Minuten mehr als hinlänglich für den Zweck waren. Nun wurde I gleich, wie in *B.*, analysirt; II vorher in zwei Stunden wie gewöhnlich im Thermostaten bei circa 45° hingestellt.

Es reducirten 5 ccm des gereinigten Auszuges:

aus I: 3,5 ccm Fehlingsche Lösung
» II: 4,0 » » » = + 14%

Aus diesem Versuch geht zur Genüge hervor, dass die Temperatur von 44—45° faktisch eine Vergrößerung des »Zuckergehaltes« veranlasst

hatte [1]). Hier wird natürlich das Plus scheinbar kleiner, weil die Vergleichsobjekte auch erwärmt wurden.

Durch besondere Nebenversuche wurde stets gezeigt, dass sowohl Mais- als Gerstenkeimlinge die bezüglichen Erwärmungen überleben können.

Die mitgetheilten Bestimmungen des in verdünntem Weingeist löslichen Stickstoffs prätendiren nichts, als mit dem gerade vorhandenem Material angestellte Voruntersuchungen zu sein. Sie wurden nur deshalb erwähnt, weil sie nicht ohne Andeutungen bez. des »Eiweißumsatzes« bei verschiedener Temperatur sind.

Die Zuckerbestimmungen, mit den Versuchen XXIII—XXV verglichen, zeigen, dass die oben citirte Aeußerung Müller's, sowie der Ausspruch Borodins: »dass die Energie der Pflanzenathmung unter gleichen äußeren Bedingungen eine Funktion des in der Pflanze vorhandenen Kohlenhydratvorraths sei« [2]), nicht unbedingt verallgemeinert werden kann, was wohl auch nicht die Absicht der genannten Autoren gewesen ist. Diese Arbeit kann nicht auf Respirationstheorien weiter eingehen; es sei hier nur das folgende Gesetz in Erinnerung gebracht: Wenn mehrere, nach bestimmten Relationen zusammenwirkende Faktoren die Quantität einer Erscheinung bestimmen, so kann diese mit einem gegebenen, einzelnen Faktor nur dann zu- resp. abnehmen, wenn dieser Faktor gerade derjenige ist, welcher eben im relativ geringsten Maße zugegen ist [3]). Dieser Satz von der »Herrschaft des (relativ) kleinsten Faktors«, prinzipiell identisch mit dem sogenannten »Liebig'schen Minimumsgesetz«, wird nicht immer genügend gewürdigt [4]). Die gesammte Kohlensäureproduktion einer Pflanze ist überdies ein besonders komplicirter Fall, schon dadurch, dass nicht alle der dieselbe beeinflussenden Faktoren (z. B. Sauerstoff u. a. [5]) immer nöthige Bedingungen sind.

Die Wärmeversuche warfen also kein Licht auf die Nachwirkung des komprimirten Sauerstoffs, und ich muss mich begnügen dieselbe als kon-

1) Eine nach Müller's Vorschrift in drei Theile gespaltene Kartoffel zeigte nach einigen Stunden bei 35° eine kleine, bei 44° (welche Temp. in Müller's Versuchen nicht in Anwendung kam) eine relativ bedeutende Verringerung des übrigens nur kleinen Zuckergehaltes. Die kleinen absoluten Mengen (0,4, 0,35 und 0,25 ccm Fehlingscher Lösung entsprechend) machen das Resultat einer einzigen Analyse jedoch nicht genügend sicher. Ein verschiedenes Verhalten ruhender Organe und Keimlinge ist nicht befremdend. Ob eine längere Einwirkung der fraglichen Temperaturen andere Resultate, als die hier mitgetheilten, geben werde, habe ich nicht untersucht.

2) l. c. p. 1, und Just's Jahresbericht f. 1876, p. 919 f.

3) In dieser Weise dürften die interessanten Angaben Borodin's, l. c. p. 22, vielleicht theilweise zu erklären sein.

4) Ganz besonders tritt dies in einigen neueren, der Kohlensäureassimilation betreffenden Abhandlungen hervor. An anderer Stelle werde ich gelegentlich Belege für diese Behauptungen aufzählen.

5) Vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. 1, Kap. 70—72. Ferner auch Kellner in Landw. Vers. Stat. Bd. 17, p. 408—424 (sauerstoffreiche Salze.)

statirte Thatsache einfach hinzustellen. Bei der jetzigen oberflächlichen Einsicht in den Chemismus der Lebenserscheinungen dürften Hypothesen hier leicht zu grob ausfallen. [1]) Das Auftreten einer, wie es scheint, temporären Nachwirkung positiver Art, einer Beschleunigung der »physiologischen Verbrennung« bei wieder eintretenden normalen Bedingungen, scheint mir auf einen gewissen direkt hemmenden Einfluss des komprimirten Sauerstoffs hinzudeuten, wenn auch in einer solchen Atmosphäre (zunächst) ein Plus an Kohlensäure erzeugt wird. Durch diese Betrachtungsweise könnte Pflüger's [2]) und Pfeffer's [3]) Auffassung »von dem allgemeinen chemischen Charakter« der von Bert angegebenen Abnahme [4]) der Kohlensäureproduktion u. s. w. bei hohem Sauerstoffdrucke, sowie des Verhaltens von Phosphor in reinem Sauerstoffe [5]) u. a. möglicherweise mit den hier mitgetheilten Resultaten verbunden werden.

Es ist noch übrig, einige Resultate früherer Autoren mit den hier erhaltenen zu vergleichen, um das Gesammtergebnis zu ermitteln.

Bert [6]) fand mit steigendem Luftdrucke (bis auf 9 Atmosphären = ca. $1^1/_5$ Atm. Sauerstoffspannung) bei mehrtägiger Exposition eine Verringerung der Kohlensäureausscheidung oder des Sauerstoffverbrauchs keimender Gerstenkörner und Kressesamen. Die übrigen Autoren haben

1) Man könnte allerdings verschiedene Andeutungen heranziehen, besonders die Versuche von Cailletet (Compt. rend. T. LXXX. 1875, p. 488). Hiernach fängt eine brennende Kerze bei (wie?) starkem Luftdruck zu rußen an, es geschieht also eine unvollständige Verbrennung, während die Anzündungstemperatur sowie die entwickelte Wärme (vergl. auch p. 490) steigen sollen. Diese Angaben sind leider zu allgemein, ohne nähere Details, und meines Wissens noch nicht genügend bestätigt. — Der komprimirte Sauerstoff könnte nun eine analoge Modifikation in der »physiologischen Verbrennung« hervorrufen. Die gefundene Vergrößerung der Kohlensäureproduktion könnte z. B. durch einen zwar absolut größeren, jedoch weniger vollständigen Stoffumsatz entstanden sein. Neben der reichlicheren Kohlensäureabgabe würde dann eine Anhäufung von Produkten dieser weniger vollständigen Verbrennung stattfinden. Bei Zutritt einer Luft geringerer Sauerstoffspannung dürften nun diese Produkte allmählich völlig oxydirt werden, und dadurch das als Nachwirkung gefundene Plus an Kohlensäure entstehen. — Diese ganze Auseinandersetzung ist — erst recht weil noch keine chemischen Analysen vorliegen — selbstverständlich nur als Gedankenspiel aufzufassen. Es können ja mehrere Möglichkeiten konstruirt werden.

2) Archiv f. die ges. Physiologie, Bd. 10, 1875. p. 251 (besonders p. 366).

3) Pflanzenphys. Bd. 1, p. 274. Vergl. ferner die Versuche über Partiärpressung der Kohlensäure von Boussingault (Agronomie, chimie agricole u. s. w., Bd. 4, p. 267—302).

4) Vergl. über diese die weiter unten folgende Zusammenstellung.

5) Das Werk Lehmann's: »Ueber den Einfluss des kompr. Sauerstoffs auf die Lebensprocesse der Kaltblüher und auf einige Oxydationen«, Diss. Zürich 1883, in welchem auch wichtige Angaben bez. des Phosphors zu finden sind, wurde durch die Güte des Verfassers mir zugänglich; leider aber zu spät um hier eingehende Berücksichtigung zu finden.

6) Compt. rend. T. 76, 1873, p. 1496, und La pression barométrique 1878, p. 856—863. Bezüglich der älteren, gewöhnlich nicht detaillirten Angaben muss auf Pfeffer's Handbuch verwiesen werden.

nicht Kompression angewendet, also höchstens mit Sauerstoffspannungen bis 1 Atmosphäre = ca. 5 Atm. Luftdruck operirt.

Rischavi[1]) erhielt bei Temperaturen zwischen 2° — 35° C. aus Keimlingen von Vicia Faba in einer Stunde die gleiche Kohlensäureproduktion in Sauerstoff und in Luft[2]).

Déhérain und Moissan[3]) geben entsprechende, ziemlich variirende Resultate für Tabaksblätter an.

Dagegen fand Godlewsky[4]) für keimende Samen von Pisum sativum und Raphanus sativus in den ersten 48 Stunden der Exposition eine bedeutend größere Kohlensäureabgabe (sowie Sauerstoffverbrauch[5]) in Sauerstoff als in gewöhnlicher Luft. Bei fortgesetzter Exposition wurde das Verhältnis jedoch bald umgekehrt. Bei reifenden Ricinusfrüchten wurde, nach 21 Stunden ein weit geringerer »positiver« Einfluss des Sauerstoffs beobachtet. Godlewsky bemerkt, dass der Einfluss der vergrößerten Sauerstoffspannung verschiedenartig sein kann, und ferner (l. c. p. 521): »Diese Verschiedenheit in der Wirkung des vergrößerten Luftdrucks ist von »der Natur des athmenden Organs, von seinem Enwickelungsstadium, von »der Länge der Versuchsdauer und endlich von der Höhe der Vergrößerung »des Sauerstoffdruckes abhängig«. Nach meinen Versuchen kann ich dieser allgemeinen Aeußerung nur beipflichten. Wie haben hier auch den Schlüssel zum Verständnis des scheinbaren Widerspruchs zwischen den erwähnten Bert'schen und meinen Angaben: Bert's Versuche haben Tage, meine meistens nur wenige Stunden gedauert.[6]) Der Versuch V kann hier als Illustration des gesagten[7]) dienen.

---

1) Landwirthsch. Vers. Stat., Bd. 19, 1876, p. 336.

2) Dem entsprechend erwähnt schon Böhm, unabhängig von Bert die Bedeutung der Partiärpressung des Sauerstoffs bei dergl. Versuchen zeigend, ohne nähere Details, dass der Sauerstoffverbrauch sich entwickelnder Keimlinge gleich groß in Luft und in reinem Sauerstoff sein soll. Sitzber. d. k. Wiener Akad. Math. nat. Classe, Bd. 68, p. 132.

3) Annales des sciences nat. V. série, Bd. 19, p. 333.

4) Pringsheim's Jahrbücher, Bd. 13, 1882, p. 491 ff.

5) Hier müssen auch die Angaben Borodin's erwähnt werden, dass junge Sprosse von Amelanchier rotundif. in reinem Sauerstoffe nach 21 und 41 Stunden mehr von diesem Gas konsumirt hatten als gleichzeitig in atm. Luft. Keimlinge von Vicia gaben in 21 und 27 Stunden nicht übereinstimmende Resultate. Bot. Zeit. 1881, p. 127.

6) Die fast momentan eintretende Abnahme der Kohlensäureproduktion u. s. w., welche Bert bei höheren Wirbelthieren in stark, mehr als 5 Atm. entsprechend, komprimirter Luft konstatiren konnte (La pression bar. p. 805 ff.), ist es, wegen der großen Komplikation dieser Versuchsobjekte, unstatthaft hier in Betracht zu ziehen. Für niedere Thiere und isolirte Gewebetheile u. s. w. habe ich keine hierinteressirenden näheren quantitativen Angaben finden können. Bei Kompressionen zwischen 2 und 3 Atmosphären ($^2/_5$ bis $^3/_5$ Sauerstoffspannung) wurde für Ratte bei 24 stündiger, für Frosch bei 4 tägiger Exposition ein Plus an Kohlensäureproduktion, resp. Sauerstoffkonsum gefunden, dagegen zwischen 4 und 5 Atm. ($^4/_5$—1 Sauerstoffspannung) in gleichen Zeiten eine Abnahme. (l. c. p. 832). Vergl. übrigens auch Lukjanow in Zeitschr. f. physiol. Chemie, 8. Bd., p. 313 f. f.

7) Vergl. ferner die kritischen Bemerkungen bei Pfeffer l. c. p. I Bd. 373 unten.

Bezüglich der Nichtübereinstimmung zwischen Godlewsky's und meinen Angaben für Pisum (vergl. als Illustration Versuch 1) muss hier auf die verschiedenen Entwickelungsstadien aufmerksam gemacht werden. Godlewsky's Versuchsresultate dürften übrigens, wegen der in den Versuchen sich abspielenden, allerersten Entwickelung der Keimlinge, mehr komplicirter Natur sein (vergl. Anm. 7 auf voriger Seite), als die hier mitgetheilten, und eine direkte Vergleichung nicht statthaft. Die von Rischavi und von mir benutzte Durchleitungsmethode, mit Anwendung der gleichen Objekte für die zu vergleichenden Versuche, dürfte wohl ferner genauere Werthe für die Kohlensäure liefern, als die von Godlewsky benutzte Bestimmungsweise, bei welcher außerdem verschiedene Objekte verglichen werden.

Ueber den Einfluss hoher Sauerstoffspannung auf das Wachsthum macht Wieler[1]) einige Mittheilungen, zu welchen ich einige ergänzende Bemerkungen mir erlauben werde, übrigens auf die genannte Abhandlung und die dort citirte Literatur hinweisend. Wieler resumirt seine mit Helianthus und Vicia gewonnenen vorläufigen Resultate folgendermaßen (l. c. p. 218—219): »so würde also mit zunehmendem Partiärdruck des Sauerstoffs das Wachsthum zunächst (bei einer 2—$2^1/_2$ Atm. Luftdruck entsprechenden Sauerstoffspannung) verlangsamt werden, um weiterhin zu steigen und ansehnlicher als in gewöhnlicher Luft zu werden (bei 5 Atm. Luftdruck). Mit noch höherem Partiärdruck muss aber das Wachsthum nothwendig abnehmen, da es ja, wie die Bert'schen Versuche erweisen, mit genügend hoher Sauerstoffpressung stille steht.« Hier hat Wieler einen in so fern verfrühten Schluss gemacht, als seine Versuche nur 12 Stunden gedauert haben, während Bert mehrtägige Exposition und eine nur grobe Messung benutzte. Einige vorläufige Versuche — im oben erwähnten Druckbehälter, und mit Benutzen des horizontalen Mikroskops angestellt — ergaben, dass in (2—6 Atmosphären = 10—30 Atm. Luftdruck) komprimirtem Sauerstoff in den ersten Stunden ein nicht unbedeutendes Wachsthum geschieht, mitunter sogar bedeutend stärker als in gewöhnlicher Luft oder in Sauerstoff. Dieses Wachsthum nimmt jedoch schnell ab, und hört bald gänzlich auf, je schneller, je größer der Druck ist. Bei diesen Versuchen benutzte ich Keimlinge von Erbse, Helianthus und Mais, deren Wurzeln gemessen wurden.[2])

Bezüglich verringerter Partiärpressung des Sauerstoffs hat Wieler in seiner genannten wichtigen Arbeit die Wachsthumsfrage beantwortet. Wilson's Angabe (dieses Heft p. 654) dass für Helianthuskeimlinge ein Sauerstoffgehalt von 1% nicht mehr genügend war, um die Kohlensäure-

1) Untersuchungen aus dem bot. Inst. z. Tübingen, Bd. 1, p. 189, bes. p. 216.

2) Bei diesen Versuchen konnte ich auch mehrmals konstatiren, dass plötzliche Druckschwankungen — sogar zwischen 6 Atm. und Vacuum — als solche keinen schädlichen Einfluss auf die genannten Pflanzen zeigten.

produktion auf der normalen Höhe zu erhalten, kann ich bei ähnlicher Versuchsanstellung bestätigen. Als Beispiel sei angeführt:

Versuch XXVI.

Helianthuskeimlinge. Luft mit 20 Mal durch Wasserstoff verdünnter Luft verglichen. Temperatur 22°. Strom 2 L. Versuchsdauer: je $^3/_4$ Stunde.

1. gew. Luft, ca. 20% Sauerstoff: 14 mg CO_2.

Die Luft ohne Evakuation durch die verdünnte Luft verdrängt.

2. verd. Luft: ca. 1% Sauerstoff: 9 mg CO_2

Unmittelbar darauf:

3. gew. Luft: ca. 20% Sauerstoff: 10 mg CO_2.

Ob die Verkleinerung in 3. eine physikalische oder pathologische Nachwirkung ist, habe ich nicht verfolgt.

Die von Wieler konstatirte Beschleunigung des Wachsens in einer solchen, ja noch stärker verdünnten Luft steht mit dem soeben Mitgetheilten durchaus nicht in Widerspruch. In Wieler's Versuchen war, bei wenigen Pflanzen im großen Raume, die Aenderung im Sauerstoffgehalte der gebotenen Atmosphäre relativ gering; bei Wilson und mir dagegen bekamen die nicht unmittelbar am Zuleitungsrohre liegenden Keimlinge eine bez. des Sauerstoffs weit mehr verdünnte Luft, als angegeben. Wilson's Versuche sowie XXVI haben, kurz gesagt, die betreffende Frage nicht präcis entschieden.

Zum Schlusse sind die Hauptergebnisse der vorstehenden Untersuchungen in folgenden Sätzen zusammengefasst:

1. Bert's allgemeines Resultat, dass die physiologische Wirkung komprimirter (kohlensäurefreier) Luft der vergrößerten Partiärpressung des Sauerstoffs zuzuschreiben ist, hat sich bei den hier mitgetheilten Versuchen völlig bestätigt.

2. Höhere Sauerstoffpressungen (bis 5 Atm. Partiärdruck haben, bei 20—25° C., die Kohlensäureabgabe der untersuchten Keimpflanzen anfangs vergrößert, in verschiedenem Grade für die verschiedenen Arten. Bei andauernder Einwirkung nimmt die Kohlensäureabgabe jedoch allmählich bis zum Tode ab, und zwar je schneller, je größer der Druck ist.

3. Nach zwei- bis vierstündiger Einwirkung (auf 2—5 Atmosphären) komprimirten Sauerstoffs zeigten die erwähnten Pflanzen, wenn sie wieder den ursprünglichen Bedingungen ausgesetzt wurden, eine bedeutend größere Kohlensäureabgabe als vor der Einwirkung. Die Ursachen dieser Nachwirkung sind noch zu ermitteln.

4. Eine zwei- bis dreistündige Erwärmung auf 35° C. ergab für Keimlinge, bez. der Kohlensäureabgabe, eine »posi-

tive Nachwirkung«, Erwärmung auf 43—44° C. dagegen eine »negative Nachwirkung«.

Diese Nachwirkungen können nicht durch entsprechende quantitative Schwankungen der löslichen Kohlehydrate erklärt werden: die Menge dieser wird dagegen in beiden Fällen vergrößert, und zwar am stärksten bei den höheren Temperaturen.

5. Für vergleichende Versuche über den Einfluss »schädlich stark vergrößerter Faktoren« sind gleiche Expositionszeiten stets nöthig. Selbst dann aber können die Resultate ganz verschieden ausfallen, je nachdem die Zeiten kurz oder lang gewählt werden.

Für die Theorien der Einzelfunktionen dürften die Resultate kurzer Expositionszeiten das größte Interesse beanspruchen, während die Resultate der auf längere Zeit ausgedehnten Versuche bedeutungsvoller für die allgemeine Biologie der Pflanzen sind.

Die vorstehenden Versuche sind in den Osterferien und im Sommersemester 1884 im botanischen Institute der Universität Tübingen angestellt, als Abschluss eines zweisemestrigen allgemein experimentalen Studiums. An dieser Stelle muss ich Herrn Professor Dr. Pfeffer für seine werthvolle Anleitung meinen besten Dank aussprechen.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Fig. 1.

Fig. 2.

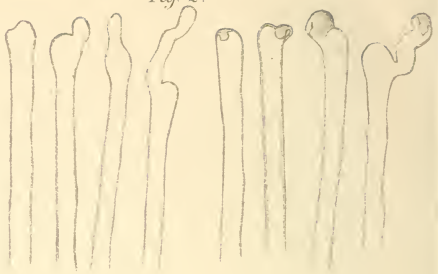


Fig. 3.

Fig. 4.

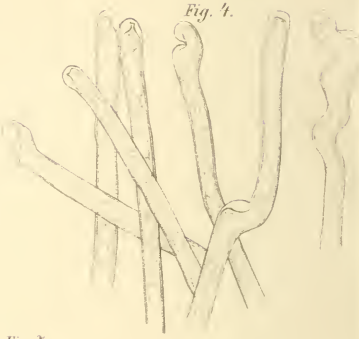


Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 5.

Fig. 8.

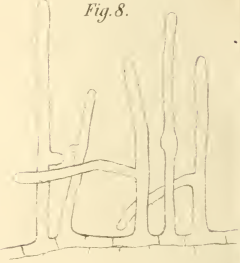


Fig. 9.

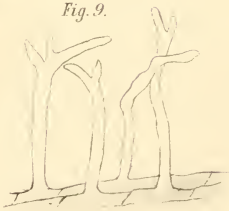


Fig. 10.

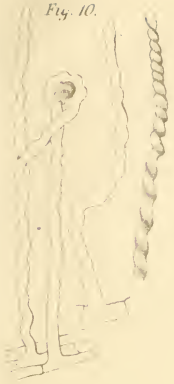


Fig. 11.

Fig. 12.

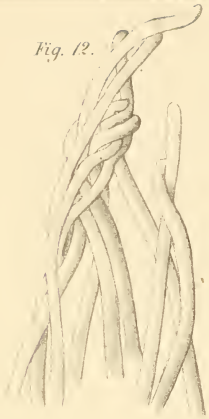


Fig. 13.

Fig. 14.

Fig. 15.

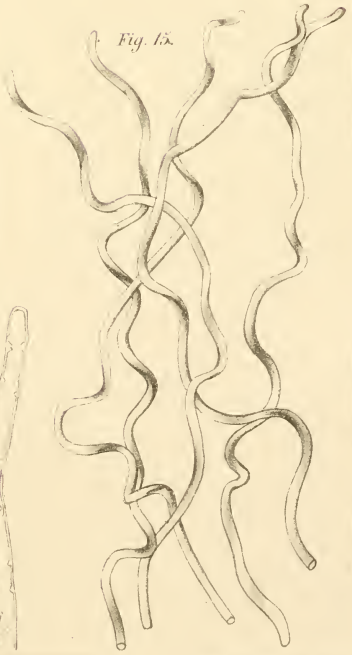
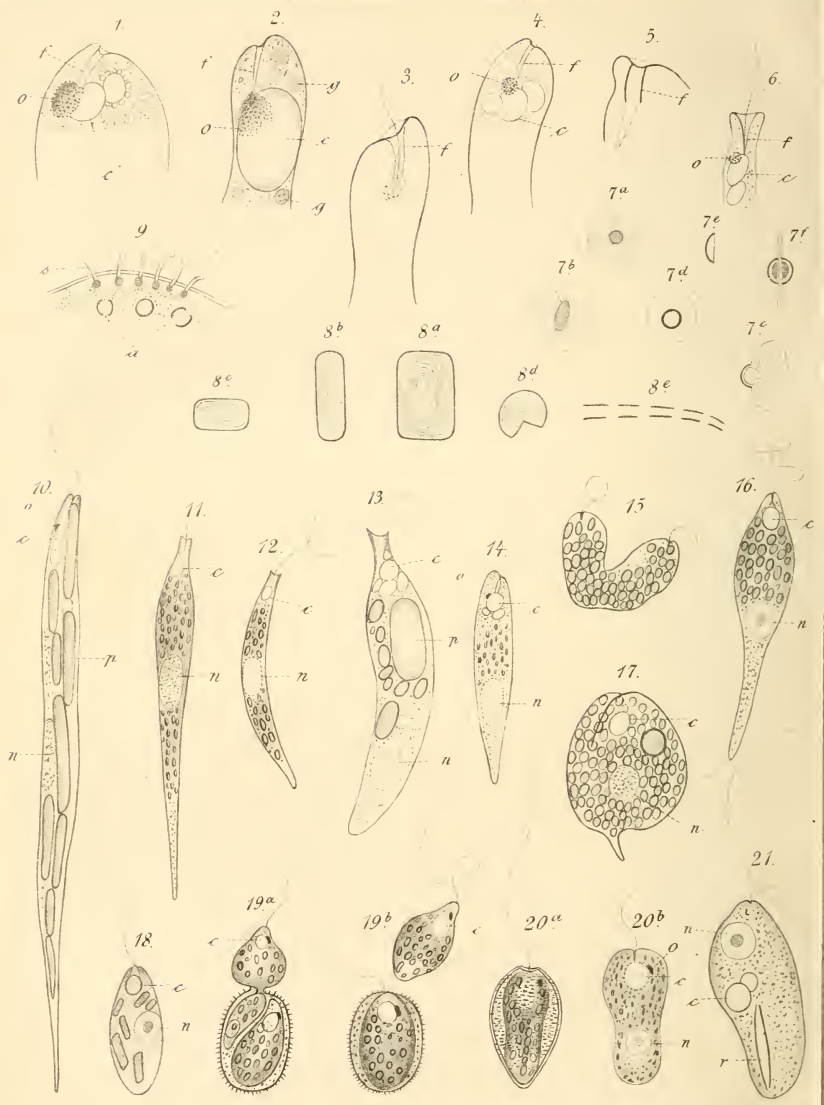
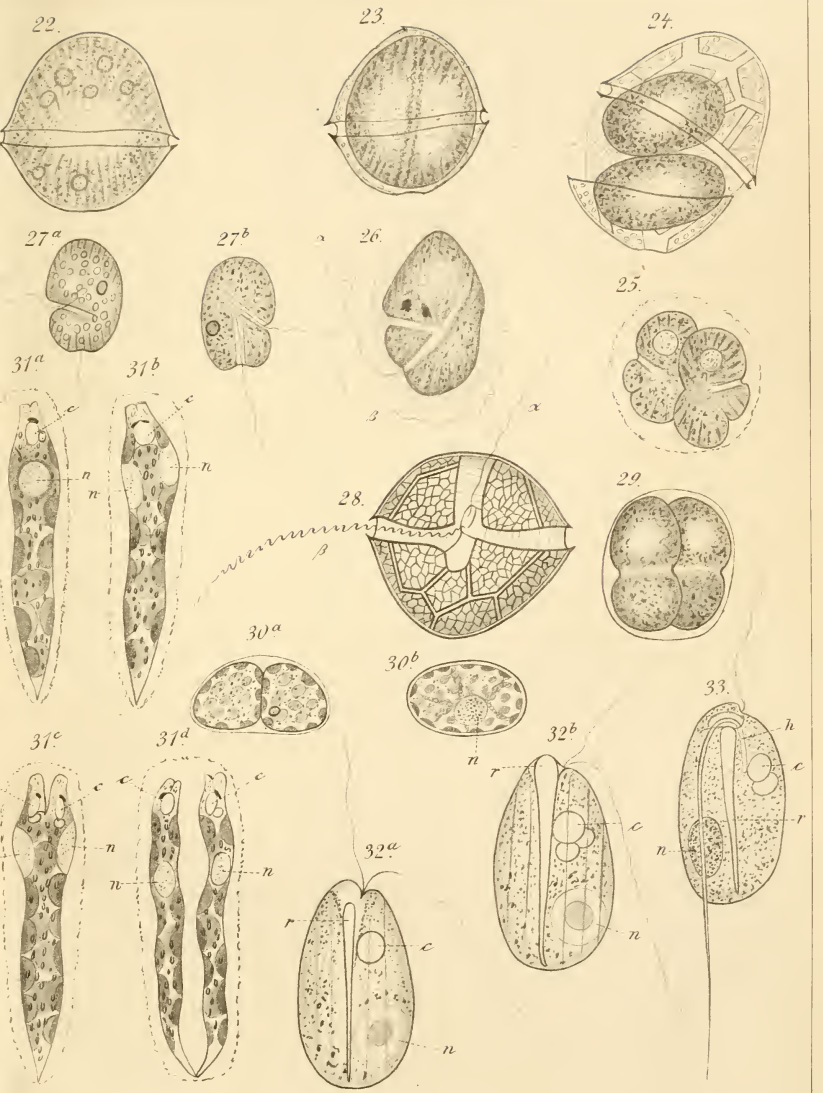


Fig. 16.

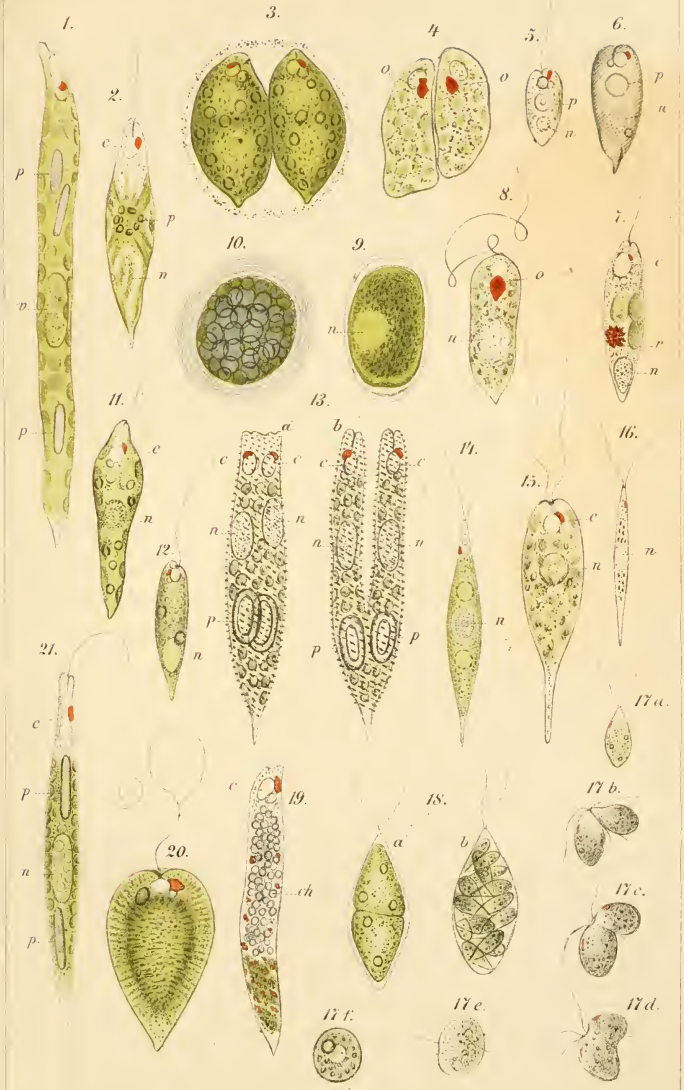
Fig. 17.



Verlag v. Wilh. H



...ann, Leipzig
Lith. Anst. von J. G. Bach in Leipzig.



Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig Lith. Anst. v. A. Bach, Leipzig.

New York Botanical Garden Library
3 5185 00258 2599